Vergleichend-anatomische Studien

über

den mechanischen Bau der Knochen

und seine Vererbung.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Rud. Schmidt

praktischer Thierarzt

in Elbing.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1898.

Disposition.

Einleitung.

a. Die graphische Statik.
b. Geschichtliches.

Ausführung.

A. Inanspruchnahme.
B. Spongiosabau.
a. Elemente.
b. Trajektorien.
c. Folgerungen.
d. Collum und Alter.
C. Die Transformationskraft.
D. Das Gelenk ein Ausdruck der Funktion.
a. Caput.
b. Pfanne.
1. Vergl.-anatom. 2. Architektur. 3. Wand. 4. Form.
E. Vererbung.
a. Spongiosa-Architektur.
b. Gelenkbau.
F. Besonderes.
a. Transformationslamelle.
b. Sehnenknochen.
c. Eulenschädel.
d. Penisknochenspongiosa.

Zusammenfassung.

Präparate.
Litteratur.
Erklärung der Abbildungen.

Von der Fakultät angenommen am 24. Mai 1898.

(Separat-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. LXV. Bd. 1. Heft.)

Meinem

hochverehrten Lehrer und väterlichen Freunde

dem Professor der Anatomie und Zoologie

Herrn Geheimrat C. Mueller,

Berlin,

als ein Zeichen der Dankbarkeit

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552309_0187

Wenn eine mechanische Kraft auf einen Körper wirkt, so wirkt sie nicht auf jedes Theilchen desselben mit der gleichen Stärke. Die Kraft vertheilt sich vielmehr innerhalb des Körpers in ganz bestimmten Richtungen und in diesen wiederum in bestimmten unter einander verschiedenen Größenwerthen. Soll ein Balken zum Stützen einer Last verwandt werden, so muss sein Material so beschaffen sein, dass die Kohäsion seiner Theilchen in den Richtungen der Kraftübertragung einen der jeweiligen Kraftgröße entsprechenden Widerstand entgegenzusetzen vermag (rückwirkende Festigkeit). Culmann, der Begründer der graphischen Statik, hat nun die Wirkungslinien der Kraft konstruirt, die Größe der Kraftäußerung für jeden Punkt derselben berechnet und gezeigt, dass ein allein in diesen Linien gesetzter Widerstand von genügender Größe, die Tragfähigkeit eines Balkens auf derselben Höhe erhält, wenn auch die außerhalb der Linien liegende Balkenmasse fortgenommen wird. Dasselbe ist der Fall, wenn auf einen Balken ein Zug ausgeübt wird (absolute Festigkeit) (2).

Zahl und Stärke dieser Spannungslinien oder »Trajektorien« ist von der Größe der Last und der Art des Materials (Kohäsion) abhängig, die Richtung der Trajektorien von der Form des Tragebalkens.

Femur und Humerus stellen einen kranförmig gebogenen Tragbalken dar. Für einen solchen hat Culmann folgende Trajektorien konstruirt (Fig. *a* [nach 3, Fig. 9, Taf. II]). An der konkaven Seite

wirkt vornehmlich der Druck der Last. Hier sammeln sich die senkrecht von der konvexen Seite entspringenden Drucktrajektorien, um sich im geraden Schafte eng gedrängt der Oberfläche anzulegen. Im selben Sinne verlaufen die vertikal zur Druckseite aufsteigenden Bogen der Zugtrajektorien an der konvexen Seite des Kranes.

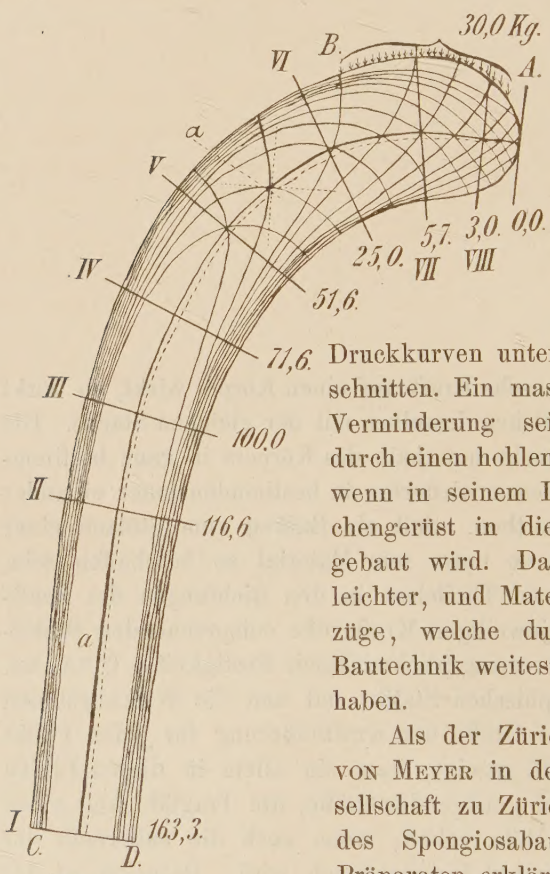


Fig. *a*.

Beide Systeme schneiden sich unter stets rechten Winkeln ($\sphericalangle \alpha$), auch in der Achse (*a*) des Tragebalkens. Diese ist die Verbindungslinie der Schwerpunkte sämmtlicher Querschnitte. Sie wird von den Zug- und Druckkurven unter Winkeln von 45° geschnitten. Ein massiver Träger kann ohne Verminderung seiner Leistungsfähigkeit durch einen hohlen Balken ersetzt werden, wenn in seinem Innern ein feines Bälkchengerüst in diesen Trajektorien aufgebaut wird. Dadurch wird der Träger leichter, und Material erspart, zwei Vorzüge, welche durch Culmann in der Bautechnik weiteste Verbreitung gefunden haben.

Als der Züricher Anatom Hermann von Meyer in der naturforschenden Gesellschaft zu Zürich die Zweckmäßigkeit des Spongiosabaues der Knochen an Präparaten erklärte, war auch Prof. Culmann zugegen. Dieser bemerkte zu seiner Überraschung, dass die Spongiosabälkchen in denselben Linien aufgebaut sind, welche er für ähnlich geformte Körper bei ähnlicher Inanspruchnahme zu konstruiren gelehrt hatte[1]. Damit war die große Entdeckung der mathematischen Bedeutung der Spongiosa-Architektur gemacht.

Zwar hat schon Galilei[2] auf die mechanische Bedeutung der

[1] Nach J. Wolff. [2] Nach Rauber.

Knochengestalt hingewiesen, und DUHAMEL[1] (1743), LODER (1805), BOURGERY (1832), WARD (1838), WYMAN (1849), ENGEL (1851) und HUMPHRY (1858)[2] haben den Bau der schwammigen Knochensubstanz zur Mechanik in Beziehung gestellt. Bei Weitem eingehender als seine Vorgänger erläuterte H. v. MEYER den mechanischen Bau der Spongiosa (1867). Seine genauen Darstellungen (1) ermöglichten CULMANN seine Entdeckung, dass der Knochenbau mathematischen Gesetzen entspreche. J. WOLFF aber war es vorbehalten, die diesbezüglichen Kenntnisse zu erweitern und vor Allem der Wissenschaft und der Praxis dienstbar zu machen. In seinem »Gesetz der Transformation der Knochen« fasst WOLFF eine große Reihe werthvoller Arbeiten über Knochenbau, Knochenwachsthum und Deformitätentherapie zusammen, die er in den Jahren 1868 bis 1892 veröffentlicht hatte. Verfasser versteht unter dem Gesetz der Transformation der Knochen »dasjenige Gesetz, nach welchem im Gefolge primärer Abänderungen der Form und Inanspruchnahme, oder auch bloß der Inanspruchnahme der Knochen, bestimmte, nach mathematischen Regeln eintretende Umwandlungen der inneren Architektur und eben so bestimmte, denselben mathematischen Regeln folgende sekundäre Umwandlungen der äußeren Form der betreffenden Knochen sich vollziehen« (3, p. 2). »Da jede Arbeit als die Wirkung einer Kraft anzusehen ist, so können wir das Transformationsgesetz auch als die Lehre von der Wirkung — der Transformationskraft auffassen« (p. 96). Trotz mannigfacher Angriffe von Seiten der Vertreter der bislang gültigen »Drucktheorie« blieb WOLFF's Lehre unerschüttert, erwarb sich stetig neue Anhänger und bildet heute die Grundlage der funktionellen Orthopädie. Die v. VOLKMANN-HUETER'sche Drucktheorie aber, welche das gerade Gegentheil annahm, nämlich dass der Knochen auf Druck durch Schwund, auf Entlastung durch Anbildung reagire, und darauf die ganze Formgestaltung desselben zurückzuführen sei, ist haltlos geworden.

Dass den Forderungen der graphischen Statik auch im Pferdeskelett Genüge geschieht, weist EICHBAUM (6) in einer sehr eingehenden Arbeit nach (1890). ZSCHOKKE (4) streift in seiner Preisschrift (1892) neben dem statischen Bau des Pferdes den des Rindes, Hundes, Esels, Löwen, Menschen, Affen, Bären und Seehundes, wenn auch nur ganz kurz. Seine Abbildungen sind zum Theil sehr klar und können denen WOLFF's an die Seite gestellt werden. Humerus und Radius des Wales, Schwanzwirbel der Chiropteren, die Tibia des

[1] Nach ZSCHOKKE. [2] Nach J. WOLFF.

jungen Elefanten bilden den Gegenstand einer vergleichenden Untersuchung Solger's (7).

Da bisher eine Arbeit, welche sich das Studium der Knochenarchitektur auf vergleichend-anatomischer Grundlage zur Aufgabe macht, noch nicht vorliegt, eine solche aber wegen der recht verschiedenen Inanspruchnahme der Gliedmaßen in der Wirbelthierreihe vielversprechend erscheint, glaubte ich durch meine diesbezüglichen Untersuchungen eine fühlbare Lücke um so mehr ausfüllen zu sollen, als auf diesem Wege zugleich Aufschlüsse über die Vererbung des mechanischen Baues der Knochen zu erwarten standen.

Zur Beurtheilung der architekturellen Verhältnisse eignen sich Humerus und Femur am besten, einerseits wegen ihrer analogen Form (Kran), andererseits in Folge ihrer homologen Thätigkeit. In der Hauptsache wandte ich meine Aufmerksamkeit dem Baue der dem Schulter- bezw. Hüftgelenke zugekehrten Abschnitte derselben zu, insbesondere so weit diese Knochen zur horizontalen Fortbewegung der Körpermasse durch Belastung mit derselben benutzt werden. Ehe ich aber auf den Knochenbau selbst eingehe, ist eine Betrachtung der physiologischen Grundformen der Funktion der Gliedmaßen bei den verschiedenen Thieren am Platze.

An der Vordergliedmaße tritt die Verschiedenartigkeit des Gebrauchs in den Vordergrund. Neben der Belastung auf festem Boden tritt bei den Pinnipediern die Schwimmbewegung auf, die bei den Cetaceen die ausschließliche geworden ist. Wiederum eine ganz andere ist die Inanspruchnahme der Humeri der Vögel und Chiropteren, anders diejenige der Affen und des Menschen, anders die der grabenden Thiere.

Solche Unterschiede finden sich bezüglich der Hintergliedmaße weniger zahlreich. Sie dient neben der Belastung durch den Körper bei der Fortbewegung den Fledermäusen zum Aufhängen ihres Körpers, den Pinnipediern zu Schwimmbewegungen. Größere Verschiedenheiten bewirkt die Winkelstellung des Femur zu der Körperachse des Thieres. Der Winkel ist am größten bei dem Menschen, der desshalb aufrecht steht. Verhältnismäßig groß ist derselbe bei den Bären, die gleichfalls aufrecht zu gehen vermögen. Beim Pferde ist der Winkel zwischen Darmbein und Oberschenkelbein auf 90° gesunken. Bei Talpa europaea und Echidna hystrix stehen Humerus wie Femur senkrecht zur Längsachse des Körpers; bei Dasypus gigas bilden sie mit der Vertikalen nicht ganz einen rechten Winkel,

bei Ornithorhynchus paradoxus ist er wenig größer. Beide Knochen stehen zugleich lothrecht zur Horizontalen.

Während dieser Winkel sich an der Vordergliedmaße nach hinten öffnet, ist dies an dem Hinterbeine gerade umgekehrt. Ferner ist der auf einem nur kurzen Halse sitzende Gelenkkopf des Humerus nach hinten gerichtet; das Caput femoris richtet sich dagegen mit seinem stark ausgebildeten Collum medianwärts.

Zum Studium der Architektur der Knochen entnahm ich bei einer Reihe der verschiedensten Vertebraten dem Humerus sagittale, dem Femur frontale Längsfournirblätter etwas seitlich der Mittellinie, 1,0—0,3 mm dick. Meine Untersuchungen erstreckten sich über folgendes Material:

Rana,	Testudo,
Salamandra,	Anas,
Bufo,	Anser,
Lacerta,	Gallus,
Meleagris,	Dipus aegyptiacus,
Columba,	Lepus timidus,
Buteo,	» cuniculus,
Halmaturus,	Felis domestica,
Sus scrofa,	Canis familiaris,
Bos taurus,	Mustela martes,
Ovis aries,	» foina,
Capra hircus,	» putorius,
Cervus elaphus,	» erminea,
» capreolus,	» vulgaris,
Equus caballus,	Lutra vulgaris,
Delphinapterus albicans,	Meles taxus,
Bradypus tridactylus,	Ursus arctos,
Myrmecophaga jubata,	» spelaeus,
Sciurus vulgaris,	Phoca vitulina,
Myoxus glis,	Talpa vulgaris,
Mus decumanus,	Vesperugo pipistrellus,
» musculus,	Sorex pygmaeus,

Homo sapiens.

Was zunächst bei einer vergleichend-anatomischen Betrachtung in die Augen springt, ist die verschiedene Feinheit und die verschiedene Dichte der Spongiosaelemente. Beide sind nicht allein bei verschiedenen Thieren, sondern sogar in den einzelnen

Regionen eines und desselben Knochens auffallendem Wechsel unterworfen. Stets nehmen Zartheit und Zahl der Bälkchen gleichmäßig zu oder ab[1]. Einige Gegenüberstellungen werden dies verdeutlichen. Man vergleiche nur die sehr schönen Abbildungen, welche Zschokke (4) auf Taf. I, IV und VI vom Pferde liefert mit meinem Fournirschnitt aus dem Femur des Rindes (Taf. IV, Fig. 1). Während das Pferdefemur sehr zahlreiche Röhrchen und Bälkchen aufweist, die bei geringer Stärke eng gedrängt bei einander stehen, zeigt die Spongiosa des Oberschenkelbeines des Rindes mehr die Plättchenform, indem entweder die Bälkchen mehr oder weniger seitlich zusammengedrückt erscheinen, oder in Gestalt von Plättchen in einander übergehen, so dass sich die eigentlichen Linien der Trajektorien weniger scharf ausprägen. Ihre Zahl ist kaum halb so groß, ihre Dicke mehr als die doppelte im Vergleich zu denen des Pferdes. Dasselbe Wechselverhältnis zwischen Zahl und Stärke der Spongiosa-Elemente geht aus einem Vergleiche meiner Abbildungen des Femur eines Schafes und des Armbeines des Hundes hervor (Taf. IV, Fig. 4 und 5). Bei zunehmendem Alter zieht sich die Knochenmasse mehr und mehr auf die stärkeren Trajektorien zurück; diese verdicken sich, die schwächeren werden resorbirt. Dadurch gewinnt die Architektur an Deutlichkeit; es gehen auch hier geringere Zahl und geringere Zartheit der Bälkchen Hand in Hand, das beweist ein Blick auf die Fig. 2 und 3 auf Taf. IV, welche Fournirschnitte aus den oberen Enden der Oberschenkelbeine eines alten und eines jungen, ausgewachsenen Hirsches darstellen. Die Menge und Stärke ihrer Gewebstheile bedingt die Feinheit der Spongiosamaschen. Betrachtet man die Maschenfeinheit im Verhältnis zur Größe des ganzen Knochens, so kann man verschiedene Thiergruppen aufstellen, die auch bezüglich weiterer Strukturverhältnisse von Interesse sein werden.

I. Die feinsten Spongiosamaschen besitzt der Höhlenbär (Fig. 6), dessen ganzes Femur von einer äußerst zierlichen, in deutlichen Linien angeordneten Spongiosa durchzogen ist. Es sind dies reine Bälkchen. Nur in der Diaphyse lehnen sich Plättchen an die Compacta an. Eine Markhöhle fehlt. Die Unterschiede der Architektur in den verschiedenen Gegenden des Knochens sind nur gering. Aus recht zarten Maschen setzt sich die Spongiosa des Pferdes zusammen. Gegen das Gelenk werden die Elemente stärker, gegen die Markhöhle gleichmäßig feiner. Auch der Mensch hat viele und dünne Bälkchen

[1] Letzteres bestätigt auch Roux (8).

in seinem koxalen Femurende (Fig. 13). Die einzelnen Bälkchen sind zum Theil drehrund, zum Theil seitlich zusammengedrückt, so dass Plättchen entstehen. Letzteres ist namentlich bei den »Hauptdrucktrajektorien« (s. u.) der Fall und nimmt im höheren Alter ab, wie ein Vergleich meines Sägeschnittes aus dem Femur einer 72jährigen Frau (Fig. 13) mit der Wolff'schen Abbildung (3) eines gleichen Schnittes aus dem Femur eines 31jährigen Mannes zeigt. Beim Hunde und beim Schweine stehen die Spongiosa-Elemente gleichfalls ziemlich dicht, namentlich bei ersterem (Fig. 5, 11 und 17); sie zeigen bei beiden die Form massiver Bälkchen.

II. In weit geringerem Grade ist dies bei der folgenden Gruppe von Thieren zutreffend, zu der die Wiederkäuer gehören. Die Anzahl der Trajektorien ist eine beschränktere; dafür sind sie stärker als bei einem der Thiere der vorigen Gruppe. An Stelle der Röhrchenbildung herrscht die Bildung solider Plättchen vor. Hierher gehören das Rind, das Schaf, die Ziege, der Hirsch und das Reh, zu denen sich noch das Känguruh gesellt (Fig. 1, 2, 3, 4, 7 und 12). Hirsch und Reh unterscheiden sich von Rind, Schaf und Ziege durch den geraderen und deutlicheren Verlauf ihrer Trajektorien. Dabei sind die Spongiosamaschen namentlich gegen die Markhöhle etwas weiter. Etwas abseits stehen Humerus und Femur des Känguruh durch eine Anzahl drehrunder, verschieden starker Trabekeln, welche zwischen der Markhöhle und der eigentlichen, dichteren Spongiosa liegen.

III. Damit bildet das Känguruh den Übergang zu der dritten Thiergruppe, mit gröberer Spongiosa, d. i. den typischen Vertretern der Carnivoren, nämlich den Felidae und Mustelidae, Felis domestica, Mustela martes[1], M. foina, M. putorius, M. erminea, M. vulgaris, Lutra vulgaris und Meles taxus. Die Bälkchen sind sämmtlich drehrund; Plättchenbildung findet sich nicht, eben so fehlen Röhrchen. Unter den hierher gehörigen Thieren kommt die feinste Spongiosa dem Dachse zu, der sich in dieser Hinsicht stark dem Hunde nähert.

IV. Noch einfacher ist der Spongiosabau bei den Nagern, wie Eichhörnchen, Siebenschläfer, Maus, Ratte, Springmaus. Die Trabekeln haben an Zahl bedeutend abgenommen; ihre Dicke ist (im Verhältnis zur Größe des Knochens) gewachsen (Fig. 9). Die Verbindung mit der vorhergehenden Gruppe vermitteln die Leporiden; besonders das Kaninchen besitzt eine zartere Spongiosa.

V. Die Vögel kommen in dieser Reihe hinter die Reptilien

[1] Fig. 10.

und Schwanzlurche zu stehen, welche sich mit ihrer Spongiosaarchitektur eng an die Nagethiere anschließen, so z. B. Lacerta viridis, Testudo graeca (Fig. 16), Salamandra maculosa.

VI. Die lufthaltigen Knochen der Vögel enthalten eine eben so spärliche wie einfache Spongiosa. Die wenigen Bälkchen sind drehrund, sehr dick und weisen eine nur geringe Zahl von Anastomosen auf (Gans, Ente, Huhn, Truthuhn, Taube und Bussard).

Die proximalen Enden der großen Röhrenknochen der Anuren (Ranidae, Bufonidae) entbehren der Trabekeln vollkommen. Die Gelenkoberfläche geht direkt in die Compacta der Diaphyse über. Der Binnenraum ist frei von Knochensubstanz.

Ganz allgemein lässt sich der Satz aufstellen, dass der Spongiosabau relativ um so gröber wird, je kleiner das betreffende Thier ist. Mit dem Alter nehmen Feinheit und Dichte der Elemente gleichfalls ab, wie aus den Fournirschnitten des Femur eines alten und eines jungen Hirsches (Taf. IV, Fig. 2 und 3) ersichtlich ist. Dass die Verhältnisse auch in den verschiedenen Regionen desselben Knochens wechseln, ergiebt ein Vergleich der wenigen, starken Balken im Caput mit den zahlreichen, feinen Bälkchen des Trochanter major des Femur der 72jährigen Frau in Fig. 13[1].

Wilh. Roux (9, p. 304) giebt an: »Hinsichtlich der Art der Funktion ist es von gestaltender Bedeutung für die Spongiosa, ob die Funktion bloß im Widerstand gegen ruhende Spannung oder gegen Bewegung, also gegen Stoß besteht: Einwirkung lebendiger Kraft (Stoß) scheint die Bildung enger, ruhende Druckspannung die Bildung weiter Maschen zu veranlassen.«

Mögen nun pathologische Änderungen der Knochenarchitektur scheinbar einem solchen Gesetze Folge leisten, so ist dies doch nicht für die normalen Fälle zutreffend. Es seien nur einige Beispiele herausgegriffen, die dem geradeswegs widersprechen. Man stelle Hirsch und Schaf einander gegenüber. Im ganzen Leben jenes tritt der Gebrauch der Gliedmaßen unter »Einwirkung lebendiger Kraft« in den Vordergrund. Der Hirsch müsste also nach Roux enge Spongiosamaschen besitzen. Ganz anders das Schaf, welches in der Domestikation ein ruhigeres Leben führt, also das Verlangen »ruhender Druckspannung« nach Möglichkeit erfüllt; dasselbe müsste demgemäß weite Maschen aufweisen. Gerade das Umgekehrte ist der

[1] Für die freundliche Überlassung desselben statte ich Herrn Professor Dr. Disselhorst, Halle, auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ab.

Fall. Aus Fig. 2 und 4 geht hervor, dass die Maschen des Hirsches weiter sind als die des Schafes. Desgleichen versinnbildlicht uns die zartmaschige Spongiosastruktur des Stallschweines (Fig. 11) die ruhende Druckspannung, die weit gröbere der stets sprungbereiten Felidae und Mustelidae die lebendige Kraft. Eben so haben die langsam kriechenden Schwanzlurche eine gut ausgebildete Maschenspongiosa, die sich hüpfend fortbewegenden Ecaudata gar keine Spongiosa.

Nicht minder auffällig als die Unterschiede der Maschenweite ist die außerordentlich verschiedene Ausdehnung der Spongiosa in der Diaphyse, trotzdem ich in der Litteratur keine Angaben darüber gefunden habe. Es zeigt sich zunächst, dass die feinere Architektur sich auch tiefer in die Diaphyse hinein erstreckt, so dass sie z. B. bei Gruppe 1 einen mehr oder minder großen Theil derselben einnimmt. Die Markhöhle von Ursus spelaeus wird ganz, die der Dogge fast ganz von Spongiosa eingenommen. Auch im Femur des Pferdes und Menschen reicht dieselbe tief hinab.

Bei den Thiergruppen 2—6 zieht sich die Spongiosa immer mehr nach den Epiphysen zurück, die selbst stetig kleiner werden, so dass die Spongiosa bei den Vögeln auf einen sehr engen Raum beschränkt ist. Der Dachs, dem unter den untersuchten Raubthieren die zarteste Architektur eigen ist, dehnt seine Spongiosa auch relativ weit in die Diaphyse aus. In Einklang mit dem in höherem Alter gröber werdenden Spongiosabau steht, dass die Markhöhle gleichzeitig an Ausdehnung zunimmt.

Das Armbein der Walthiere entbehrt einer Markhöhle, da die ganze Diaphyse von Trabekeln durchzogen ist (Fig. 14). Die Humeri des Ameisenbären und des Faulthieres sind nahezu vollständig mit einer sehr feinmaschigen Spongiosa angefüllt.

Die Abgrenzung der Spongiosa gegen die Markhöhle geschieht namentlich bei den Wiederkäuern, denen sich auch in dieser Hinsicht das Känguruh anschließt, durch eine jener Plattenbildungen, zu denen die Spongiosa der Thiere dieser Gruppe überhaupt neigt. Nirgends sonst findet sich eine so scharfe Grenze wieder. Sie legt sich in Gestalt eines einheitlichen, massiven Kuppeldaches, das von rundlichen Löchern durchsetzt ist, die die Weite der Spongiosamaschen haben, auf das Knochenmark. Eine Andeutung einer solchen Abgrenzung durch eine Platte findet sich beim Schwein, das diesen Thieren bezüglich seiner Spongiosa bereits als sehr nahe stehend angeführt wurde. Im Übrigen markiren in Gruppe I, bei Pferd, Bär und Mensch die regelmäßig verlaufenden, gedrängten Bälkchenzüge eine Grenze.

An Stelle des Kuppeldaches haben wir hier einen aus Sparren errichteten gothischen Spitzbogen. Bei den Carnivoren jedoch ragen die Bälkchenenden oft spitz in die Markhöhle hinein, indem sie gegen dieselbe lichter werden. Es mangelt hier also eine scharfe Grenze, wenn auch die Bälkchen in einer gewissen Höhe aufhören. Den Nagethieren und den Vögeln fehlt jede Begrenzung.

In der Wachsthumsperiode ändert sich dieselbe, wie meine Abbildung des Femur eines noch nicht völlig ausgewachsenen Känguruh beweist, in welchem sich bereits eine plattenförmige Begrenzung bildet, während vereinzelte Bälkchen noch zwischen dieser und der Markhöhle stehen (Fig. 7).

Zuweilen durchqueren ähnliche Platten, Züge oder Balken die Markhöhle an verschieden weit von der Regio spongiosa gelegenen Stellen. Ich habe dieselben bei Mensch, Hund, Rind und Eichhörnchen angetroffen. Zschokke fand sie beim Kalbe und bildete sie ab. Man hat diese Querzüge als Reste angesprochen (4, p. 50), welche der Bildungsknorpel an der Epiphysen-Grenzzone während des Wachsthums hier zurückgelassen habe. Da ich aber ihren Bau bei den drei Hauptthiergruppen stets mit der Formation der betreffenden Art der Spongiosaabgrenzung gegen das Mark übereinstimmend fand, d. h. bald als starke Platte mit rundlichen Löchern, bald mehr sich in Faserzüge auflösend, bald nur als einzelne Balken, bei den Raubthieren jedoch gar nicht, so könnte man derartige Reste höchstens auf diese Spongiosagrenzen zurückführen.

Innerhalb der eigentlichen Markhöhle durchweben oft äußerst feine Knochenbälkchen anscheinend regellos das Mark. Sie sind wegen ihrer Zartheit und meist geringen Anzahl wenig widerstandsfähig und desshalb beim Entfernen des Knochenmarks leicht zu übersehen. Ich entdeckte diese »Spinnwebenspongiosa« zuerst in dem stark gekrümmten Humerus eines Ziehhundes, wo ihre Bälkchen die größte Stärke und Länge besitzen. Es gelang mir, sie später dann auch im Femur des Menschen und sehr sparsam in dem der Katze zu finden. Ihre drehrunden, schlanken und elastischen Bälkchen ziehen sich durch die ganze trajektorienfreie Diaphysenhöhle, sowie die Nebenmarkhöhlen (s. u.) im Trochanter maj. und Collum fem. hin, indem sie sich reichlich unter verschiedenen Winkeln verästeln und kreuzen und in der Gegend der Diaphysenmitte und im Verlaufe der Gefäße häufen, die sie zuweilen geradezu dicht umspinnen. Stets vergesellschaften sie sich dem weichen Mark; das gelbe der erwachsenen Wiederkäuer enthält nicht einmal Spuren,

wie ich mich durch Lösen desselben in Benzin überzeugen konnte. Zschokke thut, ohne genauere Angaben zu machen, dieser Bälkchen kurz Erwähnung (4, p. 49).

Die beschriebenen Spongiosaelemente sind nun innerhalb des Knochens derartig angeordnet, dass nicht allein ihr Verlauf dem der von Culmann gezeichneten Zug- und Druckkurven, sondern auch ihre Stärke den von diesem für die Spannungsgröße berechneten Zahlenwerthen entspricht. Die Natur hat den Knochen so zweckmäßig aufgebaut, dass erst unsere hochentwickelte Technik das volle Verständnis dafür erschließen konnte. Für den Menschen und das Pferd sind die architektonischen Verhältnisse in eingehendster Weise von Wolff, Eichbaum und Zschokke (3, 4 und 6) beschrieben worden. Dieselben Linien nehmen die Spongiosatheilchen im Wesentlichen überhaupt bei allen Thieren ein. Durch jedes der abgebildeten Fournirblätter kann man sich die Überzeugung von dem den Culmann'schen Trajektorien entsprechenden Verlaufe der Zug- und Druckkurven, sowie der rechtwinkligen Kreuzung derselben in der Knochenachse verschaffen. Zur Erläuterung diene obenstehende schematische Zeichnung eines frontalen Fournirblattes aus dem Femur eines ausgewachsenen Hundes (Fig. *b*; vgl. Fig. *a*). *B C* stellt die Achse des Knochens, *A M* die des Schenkelhalses dar; ∢ *A M C* ist der »Schenkelhalswinkel« (hier 127°). Bei *c* löst sich die Compacta *g* in Zugbälkchen auf, die in mehr oder minder hohen Bogen zur konkaven Seite aufsteigen, die Achse unter Winkeln von 45° schneidend. Einen weniger gleichmäßigen Verlauf nehmen die Druckbälkchen, welche aus der Substantia compacta der medianen Seite entspringen. Jedes Bälkchen kreuzt sich mit einem entsprechenden der gegenüberliegenden Seite in der Achse unter 90° (∢ *a* Fig. *a*

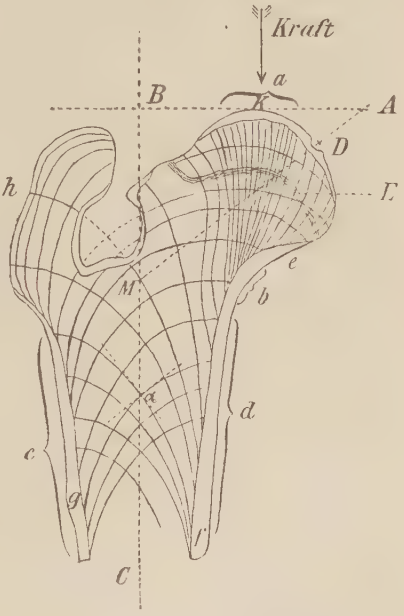


Fig. *b*.

und *b*). Man scheidet unter ihnen drei Abtheilungen. Die stärksten und dichtesten steigen von *b* nach *a* fast gerade auf. Da die Corticalis gleichsam durch das Zusammentreten der Bälkchen entstanden gedacht werden kann (s. den parallelen Kurvenverlauf im Kranschafte), so ist es verständlich, dass dieselbe hier rasch an Dicke abnimmt. Von *c* erheben sich einzelne lichtere Bälkchen weniger steil bis in die Höhe der Grube für das Ligamentum teres. Von *d* steigen bogige Züge gegen die konvexe Knochenrinde empor. Beide Liniensysteme, Zug- und Druckkurven, lassen sich auch in den Trochanter verfolgen (*h*).

Im Femur wie im Humerus der Vierfüßer nehmen die augenfälligsten Trajektorien die von der konkaven Seite des Collum zu der am höchsten gelegenen Stelle des Caput aufsteigenden Bälkchen ein (*a b*), welche ich mit »Hauptdrucktrajektorien« bezeichnen möchte, da sie die größte Belastung zwischen Gelenk und Compacta vermitteln. Sie besitzen einerseits weitaus die größte Dicke und stehen trotzdem verhältnismäßig dicht, andererseits ist ihr Verlauf ein nahezu gerader. Da diese Bälkchen von der sich dadurch verjüngenden Corticalis abgespalten gegen die Höhe der Gelenkungsfläche ausstrahlen, ist es selbstverständlich, dass sie bei größerer Ausbildung eines Gelenkhalses eine etwas geneigtere Stellung zur Knochenachse einnehmen müssen, der sie bei dem nur angedeuteten Halse des Humerus, z. B. beim Rinde (Fig. 12) parallel verlaufen, gleichsam eine geradlinige Fortsetzung der Diaphysenwand bildend. Auch die Größe des Schenkelhalswinkels beeinflusst die Neigung dieser Bälkchen. Zahl und Feinheit der Elemente wechselt nach den oben angegebenen Gruppen, so dass z. B. die Hauptdrucktrajektorien in dem kleinen Känguruhfemur absolut dicker sind, als in dem riesigen Oberschenkelbein des Höhlenbären. Daneben ist zu berücksichtigen, dass die Funktion des Femur beim Känguruh dadurch eine andere ist, dass dasselbe nur auf den Hinterbeinen steht, die Vordergliedmaße weder in der Statik noch in der Mechanik einen Theil der Körperlast übernimmt.

Die Balken der Hauptdrucktrajektorien sind unter einander nicht

---

Anm.: Als Beitrag zu Roux's Untersuchungen (8) möchte ich darauf verweisen, dass diese Trajektorien bei Ursus spelaeus durch runde Bälkchen (Spongiosa trabeculosa), beim Pferde bald mehr durch Röhrchen (Spongiosa tubulosa completa prope pilosa incompleta), bald mehr durch Plättchen (Spongiosa tubulosa incompleta prope lamellosa), beim Känguruh durch breitgedrückte Bälkchen (Spongiosa trabeculosa paene lamellosa) dargestellt werden.

gleichmäßig stark. Die dickeren stehen in der Mitte. Je mehr man nach den Seiten geht, um so dünner werden sie (Fig *b* gegen *e* und *d* hin). Gegen ihre Endigungsstelle (bei *a*) breiten sie sich fächerförmig aus. Dabei nimmt der Durchmesser etwas ab, ihre Zahl durch dazwischen geschobene zu (vgl. Fig. 2 und 13). Das Einschieben sekundärer Bälkchen geschieht von der noch an fast allen Präparaten und Abbildungen erkennbaren Epiphysengrenzzone (*E*, Fig. *b*) an.

An Knochen, welche dem Druck der Körperlast entzogen sind, fehlen auch die Hauptdrucktrajektorien. Dies ist z. B. am Humerus des Delphins der Fall (Fig. 14). Denselben Mangel zeigt die Mikrophotographie eines Fledermausarmbeines auf Fig. 15. Hier gehören gleichfalls die Humeri der Vögel und des Maulwurfs her.

Die Endigungsstelle der Hauptdrucktrajektorien (*a*, Fig. *b*) hat Roux mit dem Namen »Druckaufnahmeplatte« belegt, eine Bezeichnung, welche neben dem Hinweis auf die gesonderte physiologische Stellung derselben auch auf den anatomischen Bau hindeutet, wenn man unter »Platte« etwas durch eine ebene Fläche Begrenztes versteht. Ihre Dicke geht nämlich allmählich in die der umgebenden Zonen über. Ihre größte Stärke besitzt sie regelmäßig in ihrer Mitte, wo der Gelenkkopf zur Knochenachse seinen höchsten Punkt erreicht. In Fig. *b* ist dies der Punkt *K*, die Mitte der Platte *a*, an der die Belastungskraft angreift. *A B* ist ein Loth auf der Knochenachse *B C*. Nach *K* ziehen auch die stärksten der Hauptdrucktrajektorien. Im hohen Alter scheint die Druckaufnahmeplatte an Dicke zu verlieren (s. Fig. 13), wie dann ja alle einzelnen Spongiosatrajektorien, als deren Ausdruck wir schließlich die Druckaufnahmeplatte aufzufassen haben, zarter werden und theilweise der Resorption anheimfallen, was sich jedenfalls von der geringeren Inanspruchnahme der Gliedmaßen im Alter herschreibt. Die Lage der Druckaufnahmeplatte ist ausnahmslos die bezeichnete.

Wenn die bisher erörterten Verhältnisse eine größere Veränderlichkeit vermissen ließen, so findet sich eine solche bei einem Vergleich der Zugkurven. Abermals erkennt man eine Abhängigkeit von der Entwicklung eines Collum. Die Zahl und die Länge dieser Trajektorien wächst mit der Länge dieses. Desshalb sind sie besonders schön im Femur des Menschen, des Höhlenbären und des Hundes ausgebildet (Fig. 13, 6 und *b*). In geraden Humeri sind sie dagegen stark verkürzt. Ist ein Humerus jedoch so stark gekrümmt, wie man das bei den meisten Hunderassen findet (s. Fig. 5), dann reichen die Bälkchen bis zum andern Ende der Verbiegung, d. i. in

dem abgebildeten Knochen bis über die Schaftmitte hinab. Das Armbein des Fischotter ist noch mehr gebogen als das des Hundes. Darum laufen an der konvexen Seite fünf bis sechs Reihen von Zugkurven neben einander die ganze Diaphyse entlang (Fig. 8). Der Humerus des Seehundes ist dem des Fischotters der äußeren Form wie inneren Architektur nach außerordentlich ähnlich. Auch hier hat man zwei bis drei Reihen solcher Zugkurven. Sie sind gleichfalls ausgesprochen in den Armbeinen des Dachses und des Hausschweines (Fig. 11).

Diejenigen Bälkchen, welche die Röhren beider Knochen des Hundes, des Humerus des Dachses und des Höhlenbären-Oberschenkelbeines füllen, zeigen besonders etwas seitlich der Mittellinie eine sehr deutliche Architektur (Fig. 5 und 6). Von der konkaven zur konvexen Seite und umgekehrt steigen in sehr regelmäßigen Kurven sich rechtwinkelig kreuzend zwei Bälkchensysteme auf. Sie reichen im Humerus so weit wie die Zugkurven und die Krümmung. An den Wänden entlang füllen sie den Knochen mit spiraligen Windungen. Ich stelle sie Eichbaum's »Leistenvorsprüngen« an die Seite und fasse sie als ein System höchst vollkommener Versteifungselemente auf. Andeutungen solcher Kurven zeigen die ziemlich lichten Bälkchen, welche die Humerus-Diaphyse des Fischotters durchziehen. Sie sind jedoch keineswegs identisch mit jenen Leistenvorsprüngen, die sich weit verbreitet und namentlich in der Gegend finden, wo Ernährungslöcher die Knochenwandung der Markhöhle durchbohren. In dem unteren Abschnitte der Fig. 7, des Oberschenkelbeines vom Känguruh, sind mehrere abgebildet.

Dass die regelmäßigen Bälkchenzüge in der That Versteifungen gegen Biegung bilden, beweist ihr ausschließliches Vorkommen bei den Cetaceen (Fig. 14) und ihre reichlichen Kurven im Seehundshumerus. Beim Delphin ist die ganze Spongiosa in diesen Linien aufgebaut, die auch nicht den kleinsten Raum für eine Markhöhle übrig lassen.

Wie Roux (6), war auch mir der Gedanke aufgestoßen, wesshalb denn in den Partien des Knochens, wohin die graphische Statik keine Trajektorien verlegt, und wo Wolff (3) seine »neutrale Faserschicht« mit rechtwinkeliger Bälkchenkreuzung verlangt, nicht geeigneter Weise eine Markhöhle ohne Bälkchen besteht. Als ich daraufhin nach solchen Hohlräumen suchte, fand ich sie auch, und zwar stets an demselben Orte, der Wolff's neutraler Zone entspricht, im Collum femoris des Menschen zwischen den Zug- und Druckzonen. Diese »Nebenmarkhöhle« entsteht hier erst in hohem Alter (Fig. 13),

wenn die Knochen spröder werden, der Gebrauch sinkt und die Spongiosa zu schwinden beginnt. Es besteht in der neutralen Zone Querspannung, weil der Knochen aus elastischem Materiale aufgebaut ist, daher die »neutrale Faserschicht«. Sobald im Alter die Inanspruchnahme sinkt, das Material an organischer Substanz einbüßt, und der Elasticitätskoëfficient kleiner wird, verringert sich die Querspannung, und die zarten Bälkchen dieser Gegend fallen der Resorption anheim.

Bei alten Menschen ist noch eine zweite Nebenmarkhöhle im Trochanter major in der gleichen Weise angelegt. An diesem Orte besteht beim Rind eine kleinere, im Tuberculum majus hingegen (Fig. 12) eine sehr große Nebenmarkhöhle, die sich auch beim Schweine findet (Fig. 11).

Die Angaben Roux's über die »intermediäre Epiphysenscheibe« (*E*, Fig. *b*), welche übrigens Zschokke bereits 1892, also 1 Jahr vor F. v. Recklinghausen (9, p. 302) beschrieb, kann ich bestätigen. Sie besteht im Femur und Humerus des Hundes (Fig. 5) ähnlich der beim Pferde aus drei parallelen, sehr dünnen Knochenlagen im Abstande von $^1/_2$—1 mm. Ihre Formgestaltung scheint sich mir meist nach den Trajektorien zu richten, indem sie da am weitesten nach oben vorgerückt ist, wo die direkteste und größte Belastung durch die geradesten, zahlreichsten und stärksten Bälkchen dargestellt wird. Wo die größte Kraft übertragen wird, befindet sich der stärkste Wachsthumsreiz. Dadurch wird an dieser Stelle die Epiphysenscheibe am weitesten vorgeschoben. Doch müssen dabei noch andere Ursachen mitspielen, wie z. B. das frühere oder spätere Verschmelzen von Trochanter maj. und Caput.

Eine **Zusammenfassung der anatomischen Thatsachen** ergiebt Folgendes. Die Humeri und Femora aller Vierfüßer, welche ihre Körpermasse auf festem Boden durch Belastung der Gliedmaßen mit derselben fortbewegen, haben dieser Inanspruchnahme entsprechend die Architektur, welche Culmann für den oberschenkelähnlichen Kran konstruirt hat, und Wolff für das Femur hominis, Eichbaum und Zschokke für das des Pferdes beschrieben (vgl. Fig. *a* und *b*). Den Untersuchungen Roux's über die Verschiedenheit der Spongiosaelemente und ihre Ursachen kann nicht in allen Punkten beigepflichtet werden; insonderheit lehren meine vergleichenden Untersuchungen, dass im geraden Gegensatz zu Roux's Angaben lebendige Kraft, d. i. »Aneinanderpressung der Gelenkflächen durch oft wiederholte rasche und kräftige Muskelkontraktionen« (Stoß im Sprung), in

vielen Fällen die Bildung weiter Spongiosamaschen zu veranlassen scheint (vgl. Fig. 2 und 4, Taf. IV).

Diese Vierfüßer reihen sich nach ihrem Spongiosabaue in Gruppen an einander. Zu Gruppe I gehören der Höhlenbär, das Pferd, der Hund, der Mensch und das Schwein, Thiere mit zahlreichen, dünnen Spongiosabälkchen, die weit in die Diaphyse hinabreichen und sich durch gedrängte Trajektorien ziemlich scharf gegen das Knochenmark abgrenzen.

Gruppe II bilden die Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege, Hirsch, Reh) und das Känguruh. Die Spongiosa ist weniger fein, die Trabekeln weniger zahlreich, zum Theil lamellös. Die Markhöhle ist vergrößert und von der Spongiosaregion durch eine Knochenplatte mit rundlichen Löchern von der Weite der Spongiosamaschen der Thiere geschieden.

Als Gruppe III folgen die Felidae und Mustelidae mit ziemlich derben Spongiosabälkchen in geringer Anzahl, die sich nur wenig an den Seiten in die Diaphyse erstrecken und eine nur undeutliche Abgrenzung gegen das Mark besitzen. Wie groß die Beständigkeit der Form und Spongiosa-Architektur innerhalb derselben Gattung ist, erweisen die Präparate der fünf Marderarten. Dieselben sehen sich zum Verwechseln ähnlich.

Die Nager, Gruppe IV, und die Reptilien und Schwanzlurche Gruppe V, zeigen noch gröbere Architektur, die noch weiter gegen die Gelenkfläche zurückweicht, ohne eine Markgrenze erkennen zu lassen. Zuletzt kommen in Gruppe VI die Vögel mit ihren lufthaltigen Oberschenkelbeinen und der äußerst spärlichen Spongiosa dicht unter der Gelenkfläche.

Im Allgemeinen wird der Spongiosabau relativ um so gröber, je kleiner das betreffende Thier ist.

Wird dagegen die mechanische Inanspruchnahme eine andere, wie in den Humeri der Vögel, der Fledermäuse, der grabenden Thiere (Talpa, Myrmecophaga), oder bei den Schwimmern (Testudo, Lutra, Phoca, Delphinapterus), so verändert sich auch der Bau der Spongiosa. Zunächst fehlen allen diesen Thieren die eigentlichen »Hauptdrucktrajektorien«, welche bei obigen sechs Gruppen die deutlichsten sind. Die Ursache ist der geringe, zum Theil fehlende Druck der Körperlast.

Bei den mit reichlicher Spongiosa versehenen Wasserthieren sind die Übergänge der funktionellen Anpassung der Architektur am besten zu studiren. Der Fischotter, welcher sich auch auf

dem Lande oft und nicht ungewandt bewegt, zeigt noch deutliche Hauptdrucktrajektorien (Fig. 8). Beim Schwimmen werden aber die Gliedmaßenknochen auf Biegung beansprucht. Desshalb bietet Lutra vulgaris die ersten Andeutungen der oben beschriebenen »Versteifungskurven«. Der Seehund hält sich wenig auf dem Lande auf, weil er sich dort nur unbeholfen bewegen kann. Bei ihm treten somit die Hauptdrucktrajektorien noch mehr zurück, die Versteifungselemente werden vorherrschend. Bei den Walen endlich, welche ja nie mehr den festen Boden betreten, fehlen die Hauptdrucktrajektorien ganz und gar (Fig. 14); die ganze Spongiosa hat sich zu Versteifungskurven umgewandelt, weil der Knochen nicht mehr auf Druck beansprucht wird, sondern die Ortsbewegung allein durch Schwimmen einen reinen Biegungswiderstand des Knochens voraussetzt.

Innerhalb dieser wichtigsten Architekturbedingungen beeinflusst den Spongiosabau im Einzelnen die äußere Gestalt des Knochens. Die Humeri von Hund und Fischotter (Fig. 5 und 8) sowie der des Hausschweines bezeugen die starke Ausbildung, welche die Zugkurven in gebogenen Knochen erfahren. Treten mehrere Momente zusammen, ist z. B. ein Knochen stark gekrümmt, dabei vorwiegend auf Biegung beansprucht, wie dies beim Seehund stattfindet, so ist die ganze Markhöhle von Trajektorien durchzogen. Gehört der Knochen außer Krümmung und Biegungsbeanspruchung einer in der Entwicklungsreihe tief stehenden Art an (Schildkröten), so ist die Markhöhle nicht allein ganz mit Spongiosa angefüllt, sondern vollständig von Knochenmasse eingenommen, also kompakt. Es ist dies bei den Sirenen (Roux) und Cheloniern (Fig. 16) bemerkenswerth. Nur gegen die Epiphysen hin spaltet sich die massive Diaphyse der Schildkröte in die charakteristischen, derben Spongiosabälkchen. Auch bei den Walen ist die kurze Diaphysen-Corticalis auffallend dick, und der ganze Binnenraum von Spongiosa erfüllt (Fig. 14).

Unter die äußeren Formverhältnisse, welche Veränderungen der Spongiosa-Architektur bedingen, fällt auch die Gestaltung des Collum. Je mehr dieses ausgebildet ist, um so bogiger verlaufen die Trajektorien, um so stärker und zahlreicher werden die Zugkurven. Den weitaus größten Einfluss hat die Länge des Schenkelhalses und die Öffnung des Schenkelhalswinkels auf die wichtigsten Trajektorien, nämlich auf die Richtung der Hauptdrucktrajektorien. Je länger der Hals, je kleiner sein Winkel, um so geneigter zur Knochenachse, und um so bogiger müssen diese Bälkchen verlaufen. Desshalb bilden sie in den Humeri, bei denen ein Gelenkhals nur eben an-

gedeutet ist, gewöhnlich eine geradlinige Fortsetzung der Diaphysencompacta.

Es erscheint sehr verlockend, diese einflussreichen Größen des Winkels und der Länge des Schenkelhalses zu der Funktion in Beziehung zu setzen, zumal bereits Forscher, wie Humphry und Lauenstein (10 u. 11) auf diesem Wege vorangeschritten sind. Sie haben festgestellt, dass der Neigungswinkel des Collum fem. hom. bei Kindern ein größerer ist, als bei Erwachsenen (129,2° bezw. 126 bis 128° im Mittel). Die stärkere Last soll den Gelenkkopf herabdrücken und so den Schenkelhalswinkel verkleinern.

Auch ich habe in der Richtung Untersuchungen angestellt, indem ich mich zur Messung des Winkels des von Lauenstein eingeschlagenen Verfahrens bediente, die Knochenachse $B\,C$ und die Achse des Schenkelhalses $A\,M$ (Fig. *b*) konstruirte und dann den Winkel $A\,M\,C$ mit einem Transporteur maß. Der menschliche Oberschenkelknochen in Fig. 13 zeigt danach einen Winkel von 128°; der Winkel am menschlichen Humerus beträgt 129°. Die Bären (Ursus arctos und U. spelaeus), welche wie der Mensch aufrecht auf den Hinterbeinen zu gehen vermögen, haben ein unter 130° vom Oberschenkelbein abgebogenes Collum. Dasselbe ist bei ihnen wie beim Menschen gleichzeitig sehr lang (Linie $D\,M$, Fig. *b*), beim Menschen 70 mm, beim Höhlenbären 103,9 mm.

Ist der Schenkelhalswinkel des Pferdehumerus 110,5°, des Femur 112°, bei Bos taurus 119° bezw. 117°, bei Sus scrofa dom. 114° und 115,5°, so wird man geneigt sein, diese Gleichmäßigkeit der gleichmäßigen Belastung der Gliedmaßen zuzuschreiben. Wenn derselbe Winkel beim Femur des alten Hirsches (Fig. 2) 114°, beim Femur des jungen (Fig. 3) 116° misst, werden wir zu derselben Folgerung verleitet, wie durch die Winkeldifferenzen des jugendlichen und alten Menschenoberschenkels. Auch bei Ziehhund und Dachshund scheinen die Winkelgrößen dieselbe Bedeutung zu haben. Der stärker belastete Hinterschenkel des Ziehhundes besitzt den kleineren Winkel (127°), der des Dachshundes den größeren (135°). An den Armbeinen ist das Verhältnis umgekehrt; es übertrifft der Ziehhund den grabenden Dachshund um 2°. Das auffallendste Beispiel giebt das Känguruh, das seine Hintergliedmaße ausschließlich zu seiner Fortbewegung braucht (93°), seine verkümmerten Vorderbeine jedoch nur für die Nahrungsaufnahme verwendet (111,5°). Die Differenz beider Winkel beträgt hier 18,5°. In geringerem Maße zum Springen werden die Femora der Mustelidae benutzt; es überwiegt die Thä-

tigkeit der Hintergliedmaße eben so wie bei dem Fischotter. Ihr Schenkelhalswinkel ist an dem Femur der kleinere. Vergleicht man Lepus timidus und Lepus cuniculus, so fallen dieselben Beziehungen zwischen Vorder- und Hinterschenkel auf wie bei Ziehhund und Dachshund. Dem Femur des schnellfüßigen Hasen fällt ein viel größerer Theil von Belastung zu (122°) als dem des Kaninchens (129°); sein Schenkelhalswinkel ist also um 7° kleiner. Umgekehrt beansprucht das Kaninchen, besonders beim Graben, seinen Humerus in höherem Grade (109°) als der Hase (114°). Die Differenz beträgt somit 15°. Auch der Dachs arbeitet mehr mit seiner Vordergliedmaße; der Schenkelhalswinkel seines Humerus ist um 12° kleiner als der seines Femur.

Dies Alles könnte, wie gesagt, verleiten, sich den Ansichten anzuschließen, welche das Kleinerwerden des Schenkelhalswinkels im Leben des Menschen veranlasste. Dem steht nun aber Folgendes entgegen. Bei der Katze, welche doch zweifellos ihre Hinterbeine in hervorragender Weise beim Sprunge belastet, sind beide Winkel gleich groß (123°). Bei der kletternden Ziege und dem Schafe übertreffen die Winkel des Oberschenkels die des Armbeines (um 7° bezw. 10°). Das Känguruh bewegt sich vermittels seiner hinteren Gliedmaßen vorwärts; die Leporiden thun dies aber nicht minder. Während jedoch bei jenem der Schenkelhalswinkel am Femur kleiner ist, ist bei diesen der des Humerus bedeutend kleiner (bis 20°).

Diese Widersprüche lassen es doch zweifelhaft erscheinen, ob eine stärkere Inanspruchnahme durch Belastung den Schenkelhalswinkel verkleinert; überhaupt scheint weder der Winkel noch die Länge des Schenkelhalses (*D M*, Fig. *b*) zur Bewegungsart der Thiere in Beziehung zu stehen.

Nur das steht fest, dass bei veränderter Richtung und Länge des Collum auch geringe Abänderungen der Architektur der Spongiosa, vor Allem der Hauptdrucktrajektorien statthaben.

Es kann gleichfalls nicht bestritten werden, dass das Alter des Thieres auf die Winkelgröße und mithin auf die Architektur der Knochen einen bedingenden Einfluss besitzt. Der Einfluss des Alters ist jedoch ein viel allgemeinerer, wie ich im Einzelnen gezeigt habe. Mit dem Alter nimmt die Stärke der Bälkchen zu, ihre Zahl ab. Ein Theil fällt der Resorption anheim. Dadurch erweitert sich die Markhöhle; es entstehen Nebenmarkhöhlen (Fig. 13), namentlich im Collum und Trochanter maj. fem. Beim Pferde und Menschen habe ich beobachtet, dass die Spongiosa lamellosa sich mit zunehmendem

Alter in Spongiosa trabeculosa umwandelt. Auf diese Weise wird die Architektur ausdrucksvoller, klarer.

Collum.

	Art	Humerus		Femur	
		Winkel	Länge (mm)	Winkel	Länge (mm)
1.	Homo sapiens	129°	31,1	128°	70
2.	Ursus spelaeus			130°	103,9
3.	» arctos			130°	
4.	Equus caballus (Lastpferd)	110,5°	62	112°	85,7
5.	Bos taurus	119°	70	117°	78,5
6.	Sus scrofa dom.	114°	41,1	115,5°	39,4
7.	Ovis aries	117°	30,8	127°	24,7
8.	Capra hircus	115°		122°	32
9.	Cervus elaphus juv. . . .	107,5°	45,3	116°	39,5
10.	» » sen. . . .			114°	39,0
11.	Ziehhund	109°	38	127°	40
12.	Dachshund	107°	22,6	135°	20,7
13.	Meles taxus	113°	21,1	125°	22
14.	Felis domestica	123°	13	123°	15,8
15.	Mustela martes	128°	10	117°	12,1
16.	» foina	127°	9,8	118°	11,4
17.	Putorius foetidus	121°	9,0	119°	11,1
18.	Lutra vulgaris	127,5°	13,9	122,5°	16,1
19.	Lepus timidus	114°	14	122°	17,6
20.	» cuniculus	109°	8,6	129°	10,2
21.	Halmaturus	111,5°	18,1	93°	44
22.	Phoca vitulina	128°	30		
23.	Delphinapterus	114,5°	44,8		

Julius Wolff's Lehre von der Transformationskraft (s. Einl.) ist heute die Grundlage der mechanistischen Auffassung des Knochenbaues geworden. Wo höhere Anforderungen an die funktionelle Thätigkeit der Knochensubstanz gestellt werden, da bildet sich der Knochen an, entsprechend der Größe der Inanspruchnahme. Bei Entlastung tritt Schwund des Knochens ein. Anbildung und Schwund der Substanz besteht meist neben einander. Desshalb ist das kraftleitende Material in Ort, Masse und Richtung genau nach der Stelle, der Größe und dem Wege der wirkenden Kräfte gefügt. Form und Inanspruchnahme ändern die Größe und Richtung der Kräftespannung im Knochen und dementsprechend die Architektur. Diese Transformationen hat Wolff an einer ganzen Reihe orthopädischer Präparate nachgewiesen. Dass die Architektur sich auch in der Thierreihe einerseits nach der Knochenform, andererseits nach der Art des Gebrauches richtet, habe ich im vorhergehenden Abschnitte gezeigt.

Trotzdem es aus allen neueren Erfahrungen hervorgeht, dass

Kräftespannung, also Druck und Zug, durch Inanspruchnahme Knochenanbildung bewirkt, kann sich mancher Forscher noch nicht ganz von den Anschauungen der »Drucktheorie« freimachen, dass Druck das Wachsthum der Knochen hemmt. Dieser Zwiespalt spiegelt sich auch in der Arbeit von Dr. Cesare Ghillini im Arch. f. klin. Chir. Bd. 46, 1893: »Exerimentelle Untersuchungen über die mechanische Reizung des Epiphysenknorpels« wieder. Ghillini fühlt sich auf Grund von Versuchen an jungen Kaninchen veranlasst, für die v. Volkmann-Hueter'sche Drucktheorie einzutreten. Da seinen Schlussfolgerungen meines Wissens bisher nicht widersprochen ist, die Grundlage vorliegender Arbeit aber das Wolff'sche Transformationsgesetz bildet, so erscheint es angemessen, gerade an der Hand der Versuche Ghillini's die Überlegenheit der Lehre Wolff's zu erweisen.

Ghillini reizte den Epiphysenknorpel im Wachsthum begriffener Kaninchen durch aseptisches Einpflanzen von Elfenbeinstiften in denselben. Er begleitet die Schilderung der auftretenden Veränderungen durch genaue Zahlenangaben und gute Figuren. Bei Ausmessung der letzteren wie auch aus den Zahlen der angegebenen Längendifferenzen (p. 845) ergiebt sich, dass bis zum dritten Monat der operirte Knochen geringeres Längenwachsthum als der gesunde aufweist. Nach zwei Monaten ist der Elfenbeinstift bereits in starker Resorption begriffen. Vom dritten bis fünften bis achten Monat aber wächst der operirte Schenkel absolut schneller, der gesunde auffallend langsam, so dass die Längendifferenzen abnehmen. Dazu kommt noch die Verbiegung, welche das Längenwachsthum beeinträchtigt. Diese, so wie die Drehung um die Längsachse[1] sprechen für schiefe Belastung, deren Ursache in der Verlegung der Last auf den nicht operirten Condylus zu suchen ist. Damit tritt hier stärkeres Wachsthum durch vermehrten Funktionsreiz ein, und desshalb »eine Senkung des inneren Condylus«, die jedoch nur eine relative genannt werden kann. Es stehen also die Vorgänge in Einklang mit Wolff's Gesetz, nicht wie Ghillini meint mit der Hueter'schen Theorie.

Dafür spricht ebenfalls die Verlegung der Markhöhle nach der operirten Seite und die Dickenzunahme der Wand der anderen, belasteten Seite. Ferner stimmt das geringe Längen- und Dickenwachsthum der Tibia und des Femur nebst seinen Condylen damit überein. Ghillini spricht zwar von »Schwund«, hat ihn aber nirgends nachweisen

---

[1] Pronation und Supination. s. Moeller, »Klinische Diagnostik der Lahmheiten«.

können. Es bestand eben nicht Schwund, sondern Zurückbleiben in der Entwicklung der Gliedmaße durch Nichtgebrauch. Bezüglich des Wachsthums sind bei Ghillini's Versuchen folgende Punkte zu beachten:

1) Normales Wachsthum (in der Abnahme begriffen).
2) Auch ohne Entzündungserscheinungen Entlastung des operirten auf Kosten des gesunden Schenkels.
3) Verändertes Wachsthum durch veränderten Funktionsreiz.
4) Differenz des Funktionsreizes und des Wachsthums zwischen beiden Knochen mit dem »Einheilen« des Stiftes größer werdend, indem der Funktionsreiz am operirten Knochen zunimmt, das Wachsthum, auch das normale, am gesunden dagegen abnimmt, so dass der zurückgebliebene den gesunden Knochen in der Größe einzuholen beginnt.

Die von Ghillini beschriebenen und abgebildeten schiefen und verbogenen Säulen der »hydropischen« Zellen, so wie die Theilung des Epiphysenknorpels an der Stelle des Elfenbeinnagels am achtzehnten Tage nach der Operation lassen sich ohne Schwierigkeit als durch künstliches Zur-Seite-Schieben der Knorpelmasse beim Eindringen des Fremdkörpers entstanden denken.

Ghillini »stimmt in einem Falle mit J. Wolff überein«, dass stärkerer Druck und Zug die Knochensubstanz vermehrt, geringerer Druck Abnahme bewirkt. Im Übrigen »stehen seine Befunde im Einklang mit den Resultaten von v. Volkmann und Hueter«. In der That lassen sich aber alle seine Befunde ungezwungen durch die Transformation der Knochen erklären.

Es schien mir ferner nicht mit dem Transformationsgesetze übereinzustimmen, dass die Corticalis sich an den Durchtrittsstellen der Ernährungsgefäße »plötzlich in auffallendem Grade verdickt, dann aber eben so schnell wieder abnimmt«, wie Eichbaum angiebt (6). Ich habe die ganze Reihe der mir zur Verfügung stehenden Thiere daraufhin untersucht (allerdings außer dem Pferde, von dem mir nur die oberen Knochenhälften zur Hand waren), und habe bei keinem derselben etwas Ähnliches gefunden. Eine ziemlich schnelle Dickenzunahme der Compacta in der Diaphyse zeigt allein der Humerus des Delphin, wie oben angeführt. Bei diesem treten die ernährenden Gefäße jedoch fern von dieser Gegend in den Knochen ein. Dagegen konnte ich mich in jedem einzelnen Falle davon überzeugen, dass die durch die Durchbohrung herabgesetzte Widerstandskraft der Corticalis durch innen angesetzte Knochenleisten oder -Wülste wieder hergestellt wird. Dieselben sind aber jedes Mal nur

wenig auffallend, entsprechend der nur geringen Schwächung der Wand. In Fig. 17 ist ein solcher Ernährungskanal mit seinen Leisten aus dem Femur des Schweines dargestellt.

Direkte Selbstgestaltung des Zweckmäßigen finden wir als Ausdruck der Funktion bei Betrachtung der Gelenkformen. Hier gehen Transformationsgesetz und Vererbung erworbener Eigenschaften Hand in Hand. Letztere soll in einem besonderen Abschnitte Berücksichtigung finden. Hier soll es sich nur darum handeln, zu zeigen, dass die Gelenktheile in ihrem Bau durch die in ihnen wirkenden Kräfte bestimmt sind, dass also auch bei ihnen das die Spannung vermittelnde Material in Ort, Menge und Form genau nach der Stelle, der Größe und dem Wege der Kräftespannung gefügt ist. J. Wolff stellt bereits den Satz auf: »Die Knochenform ist lediglich der Ausdruck der Knochenfunktion« (3, p. 94).

Der Gelenkkopf von Humerus und Femur kann verschiedene Formen haben. Während derselbe am Humerus gewöhnlich bei den Vierfüßern von vorn nach hinten gerichtet und etwas länglich geformt ist, stellt sich der kugelige des Femur quer zur Körperachse. Bei den fliegenden und grabenden Thieren ist die Längsachse des Caput humeri zwei- bis viermal so groß als die Querachse. Dabei steht sie quer zur Körperachse. Hingegen ist das Caput humeri der Fledermaus mehr kugelig geformt, das Tuberculum groß, so dass der Knochen einem Femur sehr ähnlich sieht (vgl. Fig. 15). Die Flugbewegung der Fledermäuse ist eben eine wesentlich andere als die der Vögel. Die Gestalt des Gelenkkopfes des Oberschenkelbeines ist weniger Verschiedenheiten unterworfen. Sie zeigt Übergänge zwischen der Kugelform (Mensch) und der Walzenform (Rind). Die Richtung des Längsdurchmessers bleibt dieselbe bei allen Thieren, laufenden, kletternden, springenden, grabenden, fliegenden, schwimmenden, denn die Bewegungsrichtung der Hintergliedmaße bleibt bei diesen Gebrauchsweisen die gleiche.

Bezüglich der funktionellen Gestalt des Gelenkkopfes müssen bei Humerus wie Femur zwei Gegenden unterschieden werden.

Zunächst kommt die Druckaufnahmeplatte in Betracht (*a*, Fig. *b*), die Stelle der Gelenkkopffläche, welche den Druck der Last empfängt, der von ihr durch die Hauptdrucktrajektorien weiter geleitet wird. Es ist bei Beschreibung der Architektur bereits darauf hingewiesen, dass an der Stelle größter Kraftwirkung (in *K*, Fig. *b*) die Druckaufnahmeplatte ihre größte Dicke hat, und dass daselbst

die steilsten, geradesten und stärksten der Hauptdrucktrajektorien stehen. Nach den Seiten vermindert sich mit der geringer werdenden Belastung auch die Stärke der Stützelemente. Der höhere Druck hat für die Knochensubstanz auch einen höheren Wachsthumsreiz abgegeben, der Knochen ist in *K* dem Drucke geradezu entgegengewachsen. Desshalb ist *K* der am weitesten vorgeschobene Punkt der Gelenkfläche. Von jedem anderen Punkte derselben würde ein Loth auf die Knochenachse näher nach *M* fallen als das Loth *K B*. Dass die Gelenkfläche von *K* nach allen Seiten mehr und mehr abfallen muss, rührt eben so gut wie die abnehmende Dicke der Druckaufnahmeplatte und der Hauptdrucktrajektorien von der abnehmenden Belastung her.

Die weitere Form des Gelenkkopfes ist durch den Verlauf der Trajektorien bestimmt, wie der äußerst gelegene Trajektor die äußerste Begrenzung des Kranes und des Knochenschaftes ist. Man kann die Begrenzungslinie *a* (Fig. *b*) als die letzte Zugkurve, die von *D* nach *c* als die letzte Druckkurve auffassen, besonders bei einem Vergleich mit Fig. *a*. In dem Punkte, wo die Kraftspannung = 0 ist (*0,0* in Fig. *a*, *D* in Fig. *b*), gehen beide in einander über. Es ist dies die Fovea capitis, in der sich das Ligamentum teres anheftet.

Die Lastwirkung, die Funktion ist es also, welche die äußere Gestalt, die Wandstärke und die Architektur des Gelenkkopfes bedingt.

Dasselbe Princip beherrscht den Bau der Gelenkpfanne. So verschieden die Gestaltung des Gelenkkopfes ist, ist es auch die der Pfanne, denn zwischen beiden besteht Kongruenz der sich jeweilig berührenden Flächen. Nur bei äußerster Beugung und Streckung des Gelenkes berühren sich die Flächen nicht in allen Theilen. Die Gelenkpfanne umspannt bei Bewegung bald mehr den vorderen, bald mehr den hinteren Theil des Kopfes. Im Verhältnis zu diesem ist die Pfanne des Schulterblattes kleiner als die des Beckens. Je weiter die Pfanne den Kopf umfasst, um so beschränkter ist im Allgemeinen die Bewegungsrichtung, um so mehr aber auch das Gelenk bei der ihm eigenthümlichen Funktion gefestigt. Da durch das Hüftgelenk ein erheblicher Kraftaufwand für den Fortschub vermittelt werden muss, wird auf diese Weise die Gefahr einer Luxation in hohem Grade vermindert. Die klinischen Erfahrungen bestätigen dies. Dafür geschieht die Bewegung der Hintergliedmaße vornehmlich in der Richtung der Medianebene; die kleine Pfanne der Scapula gestattet noch andere Bewegungen.

Was die Spongiosa-Architektur der Gelenkpfanne anlangt, so ist zu beachten, dass, da bei der Bewegung die Pfanne des Hüft- und Schultergelenkes bald mehr den hinteren, bald mehr den mittleren, bald mehr den vorderen Theil des Caput umfasst, die Druckaufnahmeplatte die Kraftwirkung demgemäß bald mehr auf den vorderen Theil der Pfanne überträgt (Fortschub), bald mehr auf den mittleren (Stützen) oder auf den hinteren (Aufsprung). Der Knochenpfeiler pflanzt also seinen Druck in den vorderen Abschnitt der Gelenkpfanne in der Richtung nach vorn, in den hinteren nach hinten fort; dazwischen liegen die Übergänge. Der Spongiosabau ist aus dem Grunde ein strahliger, radiärer, wie ihn Fig. *c* im Becken und Fig. *d* in dem Gelenktheil des Schulterblattes der Katze schematisch vor Augen führen.

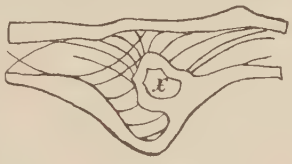


Fig. *c*.

Fig. *d*.

Auf Taf. VI, Fig. 1 bringt Zschokke (4) eine sehr gute Abbildung des Sagittalschnittes durch das Schulterblatt des Pferdes, von der Fig. *e* ein schematisirtes Bild giebt. In *x* setzt sich der Gelenkkopf an. Von der Gelenkfläche strahlen nach vorn (*v*) die Bälkchen der Schubkraft, nach oben (*m*) die mittleren für das Stützen, nach hinten (*h*) diejenigen, welche das Auffangen der Last besorgen.

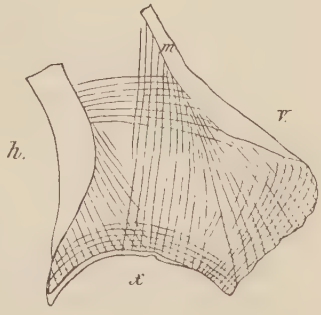


Fig. *e*.

Je weiter die Gelenkpfanne den Gelenkkopf umgreift, je mehr divergiren die äußersten Bälkchen bei *v* und *h* von einander, z. B. mehr bei Fig. *c* vom Becken, als bei Fig. *d* und *e* vom Schulterblatt.

Bei den meisten Wirbelthieren bewirkt die Hintergliedmaße den Fortschub; die Vordergliedmaße dient hauptsächlich dem Auffangen der Last. Auf diese Weise wird es erklärlich, dass in Fig. *e* die Bälkchen bei *h* stärker, zahlreicher und gerader in der Richtung der Compacta liegen, als sich dies bei den mittleren und vorderen geltend macht.

Wie am Gelenkkopfe vermögen wir an der Gelenkpfanne nicht allein die Spongiosa-Architektur als eine durch die Funktion bedingte zu erkennen, sondern auch deren gesammte Formgestaltung. Als

Beispiel möge die weite und tiefe Gelenkhöhle des Hüftgelenks herangezogen werden. Die Flächenansicht bietet folgendes Bild (Fig. *f*). Der obere Theil der Wölbung (*vSh*) bildet den oberen bezw. unteren Bogen zweier Parabelkurven, deren gemeinsame Abscissenachse (*x*) durch den Punkt *S* als Scheitel geht, dem in der Statik der Mittelpunkt *K* (Fig. *b*) der Druckaufnahmeplatte des Caput anliegt. Die orale Parabel (*Sv*) ist stärker gekrümmt, die caudale flach geschweift (*Sh*). Von *v* und *h* gegen die Incisura acetabuli (*J*), welche von der *x*-Achse halbirt wird, fallen die Kurven gleich stark ab, und der knöcherne Ring tritt gegenüber dem knorpelig fibrösen Saum des Labrum glenoidale zurück, bis an der Incisura nur noch das brückenartige Ligam. transversum die Gelenkhöhle zum Abschluss bringt. Der punktirte Kreis bei *D* giebt die Stelle an, in welcher bei der dargestellten Ansicht das Licht durchscheint, da hier die Knochenplatte außerordentlich dünn ist. Diese Stelle entspricht dem Punkte *D* in Fig. *b*. Das Lig. teres verläuft von *D*, der Fovea capitis nach *J*.

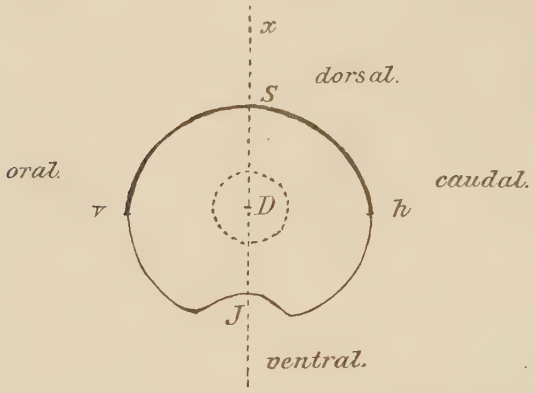


Fig. *f*.

Da der Punkt stärkster Kraftwirkung (*K*) am Gelenkkopfe der weitest vorgeschobene ist, fällt es von vorn herein auf, dass der statisch entsprechende Punkt *S* am weitesten zurückliegt. Es ist dies trotzdem die Stelle geringster Inanspruchnahme der Gelenkpfanne. Denn die funktionelle Selbstgestaltung richtet sich nach der physiologisch stärksten Kraft. Diese liegt aber in der Mechanik. In *S* wirkt allein die Körperlast, gegen *v* und *h* hin multiplicirt sich bei der Ortsbewegung die Körpermasse mit der Geschwindigkeit (Bewegungsantrieb) und ergiebt so eine höhere Kraft. Beim Fortschub der Last verschiebt sich die Druckaufnahmeplatte nach *v*, der Schenkel richtet sich nach vorn; beim Auffangen der Last richten sich Platte und Schenkel gegen *h*. Es ist sonach *S* der Punkt der geringsten Inanspruchnahme des Bogens *vSh*. Von *S* aus nimmt nun die Funktionskraft verschieden zu. Die in Bewegung befindliche Körper-

masse wird durch die Hintergliedmaße in der Regel nicht aufgefangen. Beim Pferde z. B. tritt eine solche Inanspruchnahme in bedeutenderem Maße nur beim plötzlichen Stutzen im Lauf oder vor einem bergabrollenden Wagen ein. Ihre Hauptthätigkeit besteht in dem Antrieb zur Bewegung. Es nimmt desshalb die Inanspruchnahme der Gelenkpfanne von *S* nach *v* schneller zu als von *S* nach *h*, beide Male in steigender Progression. Dieser Funktion ist die Knochenmasse in Form zweier parabolischer Figuren angepasst, von denen die oral gelegene steiler, die aborale flacher ist.

Das Auffangen der Last durch die Vorderbeine geschieht von vorn nach hinten. An der Schulterblattpfanne finden sich dieselben beiden Parabelkurven, von denen die hintere (bei *h*, Fig. *e*) stärker gebeugt ist.

In demselben Grade, wie die Spongiosa-Architektur und die innere Form der Gelenkhöhle, ist die Wandstärke bezw. die äußere Gestalt derselben von der Funktion abhängig. Der Krümmung der Parabelschenkel gemäß nimmt auch die Wandstärke zu. Demzufolge ist die Wand bei *S* (Fig. *f*) am dünnsten. Von *v* und *h* ventralwärts wird die Inanspruchnahme gering. Der Knochen wird durch Knorpel ersetzt. Dem Parabelscheitel gegenüber, an der Incisura acetabuli (*J*), besteht nur noch eine Brücke aus Bindegewebe. Diese unteren Abtheilungen der Pfanne kommen einzig in Betracht, wenn der Schenkel lose in dem Acetabulum hängt. Ferner erklärt es sich aus dem verminderten Gebrauch, dass die Wandstärke am Rande abnimmt. In Fig. *f* bei *D* ist eine durchscheinend dünne Wandstelle des Acetabulum punktirt. Wie bereits angegeben, entspricht dieselbe der Fovea capitis (*D*, Fig. *b*) und dem *0,0* Punkte des Culmann'schen Kranes (Fig. *a*). Dies ist der Drehpunkt des Gelenkkopfes. Eine sehr geringe Inanspruchnahme erfährt dieser Ort bei Auswärtsstellung der Beine, wozu z. B. Pferde durch das Uriniren veranlasst werden. Letzteren Gegenden gegenüber ist der Gebrauch bei *S* (Fig. *f*) ein bedeutender, demnach auch die Wandstärke. Man beobachtet an diesem Orte meist eine Knochenauflagerung, eine äußerliche Wulst.

Auch am Schulterblatte (Fig. *e* und *d*) ist da, wo die stärkste Kraft wirkt und sich die größte Gelenkflächenkrümmung mit den dicksten Spongiosabälkchen nachweisen lässt, die Wand der Gelenkfläche am stärksten. Auch die Wand, in welche die Bälkchen von hier einstrahlen (*h*), ist dicker als die gegenüberliegende (*c*).

Diese Verhältnisse sind in der Thierreihe beständig, wie aus der vergleichend-anatomischen Betrachtung derselben hervorgeht. Sie

treten um so deutlicher in die Erscheinung, je größer die Ausschreitungen des Gelenkes sind, und ein je größerer Kraftaufwand dabei gemacht wird. Würde man wiederum Generationen auf statische Beanspruchung beschränken können, so müssten diese Formen verschwimmen. Gemäß der verschiedenen Größe des Hüftgelenkwinkels der Thiere bei ruhigem Stehen kommt die Parabelachse mit *S* und *J* verschieden zur Längsachse des Beckens bei den einzelnen Thieren zu liegen (Fig. *f*). Beim Menschen ist die Incisura acetabuli an der Breitseite des Foramen ovale gelegen und gegen die Symphyse des Scham- und Sitzbeines gekehrt. Bei der hinten sehr niedrig gestellten Hyäne liegt sie an derselben Stelle, wendet sich aber gegen den Ramus horizontalis ossis pubis. Die Incisura der Cervidae im Sulcus obturatorius des Foramen ovale ist caudo-medial gegen das Os ischii gerichtet. Diese Stellung ist bei den Thieren die vorherrschende.

Die Knochenwulst im Parabelscheitel (bei *S*, Fig. *f*) ist sehr stark bei Sus scrofa ferus, recht beträchtlich bei Bos urus, deren stark entwickelte Spina ossis ischii schon auf eine die der anderen Thiere überwiegende Muskelthätigkeit an der Hintergliedmaße hinweist. Sus scrofa dom. und Tapirus americanus haben keine so deutlich begrenzte Wulst; auch fehlt der Muskelkamm. Eben so verhalten sich Ovis, Capra, Camelus, Bos taurus und B. bubalus, Bison americanus, Cervus tarandus, Antilope Addax, A. Gnu, Auchenia Alpacca, Camelopardalis Giraffa. Dieselbe Wulst ist bei Cervus elaphus, C. Axis, C. capreolus und Antilope rupicapra wenig mehr entwickelt als bei den letztgenannten. Ihnen schließt sich der Wolf an, dem Dogge und Hühnerhund in dieser Hinsicht nachstehen. Hyaena striata und crocuta haben eine sehr breite und dicke Wulst. Eine große Welle stellt dieselbe bei Ursus maritimus, Ursus arctos und Hippopotamus vor. Weiter nach vorn verlegt ist sie bei dem Becken der Katzenarten und dem Becken des englischen Hengstes. In die Darmbeinsäule verliert sich der Parabelscheitel z. B. bei dem Walross und dem Känguruh, so dass man hier an der gewohnten Stelle zwischen Darm- und Sitzbein keine Wulst findet.

Je mehr also das Hauptbewegungsmoment auf die Hintergliedmaße verlegt wird, d. h. je ausgesprochener und kraftvoller der Fortschub der Körpermasse nach vorn erfolgt, desto weiter schiebt sich auch die verdickte Wandstelle nach vorn.

Wenn der gesammte Bau der Gelenkenden in so vollkommener Weise den Anforderungen des Transformationsgesetzes, also den Anforderungen der Funktion entspricht, muss man Roux (9) beipflichten,

dass die funktionelle Anpassung ein Princip der direkten Selbstgestaltung des Zweckmäßigen darstellt. Es handelt sich dabei um Ernährungs- und Wachsthumsvorgänge, um »Überkompensation des Verbrauchten durch den trophischen Reiz der Funktion« (s. w. u.).

Fick, Tornier und Aeby erklären die Form der Gelenkungsflächen als durch Ausschleifung entstanden (12 u. 13). Mag immerhin bei Bildung derselben trotz der zähen Synovialis ein Ausschleifen mit im Spiele sein, was sich kaum leugnen lässt, so erklärt dieses doch nur die Gestaltung der sich berührenden Gelenkflächen, nicht aber auch die Spongiosa-Architektur und die Wandstärke der Gelenkenden. Die Theorie des Ausschleifens verdeutlicht z. B. die Entstehung der Gelenkhöhlenfläche der Ulna für die Walze des Humerus, das Transformationsgesetz aber daneben noch die des Spongiosabaues und wesshalb sich diese Höhle gerade an der dicksten Stelle der Ulna befindet.

Ein Bau, der so bis ins feinste seinem Zwecke entspricht und entsprechen muss, soll er anders diesen erfüllen, kann nicht erst intra vitam durch den Gebrauch entstehen, sondern muss sich in der Anlage bereits beim Embryo finden. **Die Vererbung des Knochenbaues** streifen J. Wolff (3), Zschokke (4), W. Roux (9) und A. Bernays (14). Die vergleichende Anatomie wird bei der Untersuchung erblicher Architektur in der Thierreihe von der Ontogenie zu der Phylogenie, also dem Studium der Veränderungen im Säugethierskelett während der phyletischen Entwicklung, übergehen. Erst ein Vergleich der Befunde im Entwicklungsleben des Individuums mit denen der Art liefert ein treues Bild der Vererbungsfähigkeit der Architektur der Knochen.

Embryologisch kann ich das bestätigen, was oben genannte Forscher für den Menschen bezw. Pferd und Rind angegeben haben, und dies auf eine Reihe anderer Arten ausdehnen. Es stand mir folgendes reichhaltige Material zur Verfügung.

1) Foetus homin. im 6. Monat.
2) » » von 7 Monaten.
3) » von Felis domestica von 6 Wochen.
4) » » » » » 12 »
5) » » Bos taurus » 52 cm Länge.
6) » » » » » 9 Wochen.
7) » » » » » 12 »

8) Foetus von Bos taurus von 20 Wochen
9) » » Ovis aries » 6 »
10) » » » » » 12 »
11) » » » » » 14 »
12) » » Sus scrofa dom. von 4 Wochen
13) » » » » » 9 »
14) » » Equus caballus » 36 »
15) » » Mus decumanus.
16) » » Lepus timidus.
17) Neugeborener Dachshund.
18) » Katze.

In den meisten Fällen wurden Humerus und Femur vier bis zehn Wochen lang mit der von WALDEYER empfohlenen Chlorpalladium-Salzsäure behandelt und dann in Paraffin geschnitten. Die Reihen färbte ich theils mit Hämalaun, theils mit Fuchsin.

J. WOLFF wies 1870 nach, dass sich die Spongiosa-Architektur schon vor Inanspruchnahme des Knochens ausbildet. BERNAYS fand dasselbe bei der Entstehung der Gelenkformen. Beides gilt jedoch nicht für den Menschen allein, sondern für die von mir untersuchten Säuger überhaupt. Der Bau der Spongiosa ist bei den Embryonen nicht ein getreues, verkleinertes Abbild des der erwachsenen Individuen; er ist nur in den Hauptzügen derselbe. Zug- und Druckbälkchen konvergiren bereits gegen einander, die Querbälkchen verbinden dieselben senkrecht. Der Knochen macht während des intra-uterinen Lebens einen Entwicklungsgang durch, der die Architektur allmählich klarer und feiner aus ihm herausarbeitet.

Der Verlauf der Spongiosabildung im embryonalen Leben vor jeder Inanspruchnahme, ja selbst vor Ausbildung arbeitsfähiger Muskelfasern, ist folgender. Die Anfangs kompakte Diaphyse löst sich nach dem Eintreten der Periostalknospe in rechtwinklig angeordnete Spongiosamaschen auf, deren Hauptstränge parallel der Knochenachse gegen die Epiphysen vordringen, um sich hier schließlich einander zuzubeugen. Die Periostalknospe bricht stets an der Stelle durch, welche später die größte Wandstärke besitzt, d. i. nicht immer in der Mitte des Knochens (s. SCHWALBE, 15). Die Spongiosa der Diaphysenmitte wird darauf resorbirt, eine Markhöhle entsteht, während die Spongiosa an der Diaphysenoberfläche sich verdichtet und mit der vom Periost aus gebildeten Knochenschicht zur Compacta vereinigt. Je weiter die Markhöhle um sich greift, um so gröber

aber auch geordneter wird die Spongiosa. Da diese Grundzüge der Architektur sich ausbilden, ehe noch die Muskelelemente kontraktil sind (Henke, Bernays u. A.), kann die Ursache nicht unmittelbar im Gebrauch zu suchen sein, in direkter Selbstgestaltung durch funktionelle Anpassung. Das will sagen, der Spongiosabau ist ererbt.

Die phylogenetische Entwicklung der Architektur giebt uns dasselbe Bild. Die Diaphyse der Anuren ist auf weite Strecken von kompakter Knochensubstanz erfüllt. Die Reptilien und die ihnen auch im Knochenbau des Humerus und Femur nahe verwandten Schwanzlurche weisen eine unverhältnismäßig dicke Corticalis auf, die nur für eine sehr enge Markhöhle den Raum freigiebt. So kommt es, dass bei den stark gebogenen Knochen des Oberarmes und Oberschenkels der Schildkröten die Markhöhle völlig verschwunden, die Diaphyse massiv ist. Die Vögel stehen in der Entwicklungsreihe auch in Hinblick auf ihren Knochenbau abseits. Die Monotremen konnte ich leider nicht untersuchen. Die Beutler (Fig. 7) besitzen einen hochentwickelten Knochenbau, wenn auch die Diaphysencompacta noch eine auffallende Stärke besitzt. Dieser Umstand springt bei den rückgebildeten Walen noch mehr in die Augen. Ihnen fehlt überdies eine trajektorienfreie Markhöhle (Fig. 14). Der Knochenschaft der Sirenen ist sogar vollständig solide. Von den Nagern an nimmt die Architektur einen mächtigen Aufschwung. Die Corticalis wird fester und dünner, die Markhöhle größer, und die Architektur der Spongiosa zierlicher und bestimmter. Den Gipfel der Entwicklung bildet der Mensch.

Auch die Paläontologie giebt einigen Aufschluss über die Entstehung der Architektur der Knochen; wenn auch selbst gründliche Forscher wie Cuvier (17) ihrer gar nicht Erwähnung thun, finden sich doch hier und da Angaben, dass den Paläontologen »massive Röhrenknochen« aufgefallen sind. Zittel (19) giebt an: »Sämmtliche Skelettknochen der Dinoceraten sind massiv.« Die Dinoceraten starben bereits im Eocän aus. Des Weiteren sagt derselbe Forscher: »Die langen Knochen aller Proboscidier entbehren der Markhöhle.«

Nach Steinmann und Doederlein (18) »vermag die stratigraphisch-paläontologische Forschung nur das relative, nicht aber das absolute Alter einer Steinschicht und der darin enthaltenen Fossilien festzustellen«. Das relative Alter genügt für das Verständnis der Strukturentwicklung der Knochen. Die Röhrenknochen der älteren Dinoceraten sind also massiv, die der auf einer höheren Entwicklungsstufe stehenden Proboscidier haben dagegen keine massive Diaphyse mehr,

aber auch noch keine Markhöhle, sind also mit Spongiosa angefüllt. Dasselbe Verhalten zeigt Ursus spelaeus, von dessen Diaphysenspongiosa ich in Fig. 6 eine photographische Aufnahme beifüge.

Steinmann erklärt den Höhlenbären, ein Thier größer als der Eisbär und Grizzly, für eines der bezeichnendsten Thiere des europäischen Diluvium oder der Quartärformation. Die Architektur, so weit sie hier interessirt, giebt folgendes Bild. Nach den Gelenkenden zu ist das Spongiosagewebe außerordentlich dicht und zart. Die Corticalis nimmt von hier aus rasch zu, so dass sie in der Diaphysenmitte den von gröberer Spongiosa ganz erfüllten Markhöhlenraum auf einen kleinen Raum zusammendrängt. Von dem Querdurchmesser von vorn nach hinten kommen hier 19,2 mm auf die Substantia compacta, 11,9 mm auf die Substantia spongiosa, von dem von rechts nach links 28,0 mm bez. 18,9 mm. Die Dicke der Wand ist jedoch in der Abnahme begriffen, denn in ihrer inneren Fläche hat sie sich in eine ganze Anzahl Blätter aufgelöst, die sich zu Spongiosa umzubilden im Begriffe stehen. Die weiter nach innen gelegenen Blätter sind von Löchern durchsetzt, welche ihnen den Charakter der Spongiosamaschen verleihen. In den näher der Wand stehenden Blättern nehmen die Löcher ab. Die Spongiosa steht in der Mitte der Diaphyse lichter als anderswo. Hier wirkt bereits Resorption.

Unseren heute lebenden Bären fehlt die Diaphysenspongiosa; der Knochen ist abgesehen von seiner entsprechenden Kleinheit auch schlanker. Die Stützelemente sind gleichsam mehr koncentrirt. Doch ist die Markhöhle auch hier auf einen nur geringen Raum beschränkt.

Unter Zugrundelegung der Untersuchungen Roux's, »der Kampf der Theile im Organismus« (16, p. 249 ff.) und »Beitrag I zur Entwicklungsmechanik des Embryo« (9, p. 485—512), und J. Wolff's (3, p. 75—78) erlauben uns Ontogenie und Phylogenie folgende Vorstellung von der Entstehung der Spongiosaarchitektur.

Der Knochen war ursprünglich ein massives Gebilde (Dinoceraten bis zum Eocän), das eine besondere Architektur erst nach langen Generationen bei stets wiederkehrend gleichem Gebrauch erhalten konnte. In diesem soliden Tragebalken brachte die Inanspruchnahme diejenigen Zellen, welche in der Richtung stärkerer Spannungen lagen, durch trophischen Funktionsreiz und Überkompensation des Verbrauchten den anderen, nebenliegenden Zellen gegenüber in Vortheil (Roux). Je mehr sich die Trajektorien (s. Einleitung 1) stärken, desto mehr wird das Zwischengewebe entlastet. Diesem wird Arbeit

und damit Funktionsreiz und Nahrung zu Nutzen jener Zellen entzogen; diese büßen an vitaler Energie ein und verfallen der Inaktivitätsatrophie. Sie werden schließlich ganz verdrängt; es entstehen Lücken und endlich ein Maschengewebe (Proboscidier und Ursus spelaeus, Testudo und Sirenen, Fig. 6 und 16). Je älter das Thier individuell und phyletisch ist, um so deutlicher und zweckentsprechender tritt die Architektur auf. Sie erreicht beim Menschen ihre höchste Entwicklung. Da die Knochentheilchen an dem Orte geringster Kraftspannung zuerst schwinden, bildet sich zuerst in der Mitte der Diaphyse ein Spongiosanetz (Eintreten der Periostalknospe bei den Embryonen), das hier auch wieder zuerst zu schwinden beginnt (Höhlenbär). Dann löst sich der Knochen in immer weiterem Umkreise in Spongiosazüge auf; s. Fig. 18 den Frontalschnitt aus dem Oberschenkelbein eines menschlichen Fötus von sieben Monaten[1]. Die Maschen sind noch eng, die Trajektorien zart. In der weiteren Entwicklung werden die Bälkchen in der Schaftmitte des Knochens lichter, schließlich resorbirt, und es entsteht eine kleine Markhöhle, die bald an Umfang zunimmt, wie aus Fig. 20, einem Rinderfötus von 20 Wochen, und Fig. 21, einem Pferdefötus von 36 Wochen, ersichtlich ist. In Fig. 20 ist die knorpelige Epiphyse geschrumpft, in Fig. 21 fehlt sie.

All diese Fortschrittsstufen bedürfen für ihre phyletische Entwicklung großer Zeiträume. Nach vielen Generationen werden die durch die Funktion erworbenen vortheilhafteren Strukturverhältnisse auf die Nachkommenschaft vererbt, d. h. entstehen schon embryonal ohne Reiz. Heute finden sich die Grundzüge der Spongiosa-Architektur besonders beim Menschen bereits auf sehr frühen Stufen der embryonalen Entwicklung.

Daneben bestehen Erscheinungen, die wir als Spuren phyletischer Weiterentwicklung zu deuten genöthigt sind. Dazu gehört in erster Linie die größere Klarheit der Architektur bei zunehmendem Alter (s. p. 71 u. 83), und weiter wären hierher vielleicht die die Markhöhle durchquerenden Spongiosabälkchen und -Platten zu stellen (p. 73). Eben so dürften die weiter unten beschriebenen »Transformationslamellen« hier unterzubringen sein. Man ist wenigstens versucht, sie an die Seite jener Knochenlamellen zu stellen, welche von der Corticalis des Höhlenbären losblättern und p. 96 als

---

[1] Die Embryonen des Menschen stellte mir Herr Privatdocent Dr. Sarwey von der hiesigen Frauenklinik in liebenswürdigster Weise zur Verfügung.

Fortschritt in der Entwicklung einer funktionellen Architektur geschildert wurden. Genau eben so gestaltete Blätter lösen sich von der Innenwand der Compacta des Menschen in höherem Alter.

Zschokke macht den Versuch (4, p. 44 ff.), eine entwicklungsmechanische Erklärung der Bildung der fötalen Spongiosa-Architektur zu geben. »Die Gefäße verlaufen im Allgemeinen in der Richtung des einwirkenden Druckes.« — »Weder Verengerung der Gefäßlumina, noch Cirkulationsstörung werden sich einstellen; gegentheils, ein zeitweiliger Druck dürfte, einer Massage gleichkommend, die Cirkulation eher noch befördern. Aus gleichem Grund mögen auch die ersten Kapillarschlingen veranlasst worden sein, ihren specifischen Lauf einzuschlagen, so dass nicht die Vererbungskraft, sondern die momentanen statisch-mechanischen Verhältnisse die Gefäßanordnung in den jungen Knochen bestimmen. Steht es nun aber fest, dass die Knochenmasse sich im Allgemeinen parallel den Gefäßen anlagert, so muss folgerichtig sich jene auch in der Richtung des Druckes formiren.«

So einfach und einleuchtend diese Erklärung erscheint, wird sie doch dadurch hinfällig, dass einmal die Gefäße der vielen von mir untersuchten Epiphysenknorpel keineswegs in der Richtung des einwirkenden Druckes verlaufen[1], sondern meistentheils die Drucklinien in allen Richtungen kreuzen, andererseits eine Architektur in ihren Hauptzügen (s. o.) bereits vor der Möglichkeit eines Druckes besteht. Die späteren Spannungsrichtungen sprechen sich schon in den Knorpelsäulen und Richtungsbalken aus, denen die Knochenbildung folgt. Spencer's »Princip der funktionellen Alteration der Blutzufuhr«, welches durch Roux seine Widerlegung fand (20), scheint die Veranlassung zu Zschokke's Anschauung gewesen zu sein.

Den erörterten Vererbungsgrundsätzen entspricht es ferner, dass nach Eichbaum's Angaben (6) »die dickste Stelle der Diaphysen-Corticalis immer an der Stelle des ersten Ossifikationskernes« liegt. Die Wand des Knochenschaftes erreicht dort ihre größte Stärke, wo sie ihre größte Inanspruchnahme erfährt, d. i. wo sich die meisten und stärksten Trajektorien in ihr vereinigt finden. Höhere Inanspruchnahme ist von größerer Anbildung, und diese von früherer Vererbung gefolgt. Indem die Periostalknospe hier ins Innere des

[1] Die Gefäßrinne in Fig. 12 z. B., welche im Caput nahe der Epiphysengrenzzone die Trajektorien durchquert, findet sich auch bei Embryonen.

Knochens durchbricht, wird hier auch am längsten Knochen gebildet (cf. p. 94). Das spätere Ernährungsloch (Eichbaum) liegt jedoch durchaus nicht an dieser, also der dicksten Stelle der Compacta (vgl. p. 86). Auch in Fig. 17 wächst die Wandstärke noch unterhalb des Ernährungsloches an. Viele andere Präparate bestätigen dies.

Wie die Architektur der Spongiosa uns somit als eine ererbte entgegentritt, so drängt sich uns die Überzeugung von der ererbten Form der Gelenke auf. Dieselbe gelangt gleichfalls früher zur Ausbildung, als sie in Gebrauch genommen werden, ja ehe überhaupt kontraktionsfähige Muskeln vorhanden sind, wie Henke und Reyher und A. Bernays nachgewiesen haben (14). Desgleichen fand ich bei dem Embryo des Pferdes, von dem Fig. 21 stammt, die Wandstärke sowie die Spongiosa-Architektur in den Gelenkpfannen der Scapula und des Beckens denen des ausgewachsenen Thieres entsprechend angelegt (cf. Fig. *e*). Die Gelenkköpfe sind dagegen in der Thierreihe mehr oder minder lange nach der Geburt knorpelig.

Wir schließen nunmehr: Die Funktion ist es, welche die Ursache der gesammten Gelenkformation mit all ihren einzelnen Feinheiten ist. Die Vererbung dieser Gelenkformen arbeitet der Funktion in die Hände. Die gröberen Grundzüge des Baues sind bei der ersten Inanspruchnahme nach der Geburt bereits vorhanden.

Gleich mir gelangt G. Tornier (12) durch seine Untersuchungen und Versuche zu dem Satze: »Das Gelenk wird durch die Funktion gebildet.« Ebendahin äußert sich Roux: »Die funktionelle Anpassung stellt ein Princip der direkten Selbstgestaltung des Zweckmäßigen dar« (18). J. Wolff spricht sich in demselben Sinne aus, wenn er die Funktion als das Primäre, die Form als das Sekundäre bezeichnet (3 und 22).

Dagegen sagt A. Weismann (23): »Gewiss, es sieht ganz so aus, als modele sich das Gelenk genau nach der Bewegung um, aber es ist nicht so«, und nimmt damit Stellung gegen Tornier's Ausschleifungstheorie. Die Gelenkform gehe der Funktion voraus und bedinge sie desshalb. Nicht das Ausschleifen bilde das Gelenk, sondern es seien Selektionsprocesse (p. 57, 58). — Dem kann man doch nicht ohne Weiteres beipflichten. Entspricht das fötale Gelenk in den Grundzügen seines Baues, d. i. in der Form der Gelenkflächen, der Stärke der Wand und der Architektur seiner Spongiosa, den Anforderungen der im späteren Leben auf dasselbe wirkenden Kräfte, so vermag man zur Erklärung dieser Thatsache nicht die Selektion

herbeizuziehen. Diese verborgenen Feinheiten, welche die funktionelle Inanspruchnahme, die mathematisch genau berechenbare Kraft durch Transformation gebildet hat und noch täglich neu bildet, sind erworbene Eigenschaften, die erblich geworden sind. Phylogenetisch und embryologisch verfolgen die Transformationen denselben Weg. Sie selbst stehen aber stets unter der unmittelbaren Herrschaft der Funktion. Es ist also diese, welche das Gelenk bildet. Die Gelenkform ist etwas durchaus Sekundäres.

Überdies muss Weismann wohl zugestehen, dass die Funktion die Ursache der Form der Gelenke ist, also das Primäre, wenn die Beispiele zahllos sind, wo sich die veränderte Funktion gleichsam vor unseren Augen die Gelenkform selbst baut bezw. umbaut. Man sehe nur die Jahrbücher der Orthopädie durch! Stets wird zuerst die Funktion eine andere, sei es durch Entzündungsprocesse, seien es schief geheilte Frakturen, nicht eingerichtete Luxationen und dergl. mehr, seien es selbst Deformitäten im engeren Sinne, hereditäre Klumpfüße, habituelle Skoliosen etc. (s. die Arbeiten von J. Wolff, Helferich, Riedinger, Korteweg, Preyer u. A. m.).

Eines der schönsten Beispiele ist das Präparat einer nicht geheilten Fraktur der Tibia mit kompensatorischer Hypertrophie der Fibula, welches Wolff (3, Taf. III, Fig. 49; Text p. 52) abbildet und das von Roux im »Kampf der Theile« (16, p. 15) und in seinen Untersuchungen über die »Elementartheile der Spongiosa« (9, p. 293) verwandt wird. Aktivitätshypertrophie hat den Gelenkkopf der Fibula, welche die Arbeit der Tibia mit übernommen hat, fast um das Doppelte vergrößert. Auch die Architektur der Spongiosa und die Zusammensetzung ihrer Elemente hat sich der neuen Funktion angepasst.

Ein anderes Beispiel giebt Fig. 19. Es ist ein Schnitt aus einem mit tuberkulöser Arthritis deformans behafteten Humerus der Ziege. In Folge der schmerzhaften Entzündungsvorgänge zwischen Tuberculum majus und Caput wurde der ganze Schenkel so weit möglich entlastet. Dadurch ist die allgemeine Inaktivitätsatrophie hervorgerufen, die namentlich bezüglich der Compacta in die Augen springt. Da bei dem chronischen Verlauf des Leidens die Belastung des Knochens nicht gänzlich ausgesetzt werden konnte, belastete das Thier die hinteren Partien des Gelenkes, um die erkrankten Theile zu schonen. Der Humerus bildete dabei mit der Scapula einen kleineren Winkel als sonst. Durch diese veränderte Funktion hat sich die Gelenkfläche nach hinten verschoben, wo sich Knochenmasse angebildet hat, die in der Form und inneren Architektur den

Anforderungen des Transformationsgesetzes entspricht. Mit der Druckaufnahmeplatte haben sich die Hauptdrucktrajektorien gleichfalls verlagert. Die Gegend der normalen, jetzt entlasteten Hauptdrucktrajektorien zeigt ausgedehnte Resorption. Die neue Markhöhle bildet sich in dieser Richtung vor.

Dass die Funktion sich das Gelenk bildet, ist auch von anthropologischem Interesse[1]. Der eigenartige Gebrauch ist es, welcher die Verlagerung der Gelenkflächen verursacht, welche bei dem modernen Menschen die spitze Schuhform, bei den vornehmen Chinesinnen das Einschnüren der Füße in Binden, bis der Fuß einer Kralle gleicht, veranlasst. Während dadurch die Gelenkflächen nach innen oder nach unten verlagert werden, geschieht dies bei den Olivenkletterern der Mittelmeerländer und jenen Reitervölkern, welche in den Bügel nur die gespreizte große Zehe stecken, nach außen.

Dass die Gelenke unter das Gebiet der funktionellen Anpassung fallen, ist also keineswegs so fernliegend. Dafür aber, dass sich die Funktion nach der einmal gegebenen Gelenkform richten müsse und mit dieser begnügt, dafür giebt es kein Beispiel.

Zum Schluss möge einiger Besonderheiten Erwähnung gethan werden, welche zwar nicht in direkt organischem Zusammenhange mit dieser Arbeit stehen, aber in der Litteratur noch keinen Platz gefunden haben.

Es ist dies in erster Linie die von mir bereits angezogene »Transformationslamelle« (p. 37).

Nach langer Maceration der dem Knochen entnommenen Sägeschnitte löst sich von der dem Marke zugekehrten Fläche der Substantia ossea, der Corticalis eben so wie der Spongiosa, ein Blättchen von $^1/_{10}$—$^1/_2$ mm Dicke. Dasselbe ist hochgradig biegungselastisch und macht makroskopisch den Eindruck von Knochengewebe; die zähe Elasticität ist man auf Rechnung der geringen Dicke zu schreiben geneigt. Beim Dünnerschleifen der Sägeschnitte selbst nicht macerirter Knochen bleibt an denselben Orten das nämliche Blättchen stehen; es schleift sich nicht mit. Mehr noch fällt dieses Verhalten bei den von Humerus und Femur der Taube und des Hermelins hergestellten Präparaten auf, welche nicht gesägt, sondern von beiden Seiten abgeschliffen worden waren, um einen Fournierschnitt in der Mitte übrig zu lassen. Die Zähigkeit des Blättchens zeigte

[1] E. Braatz (28), H. Ploss (27), H. Welcker (25), Morache (26).

sich hier bis zu dem Grade, dass es beim Schleifen vollständig erhalten blieb. An dem nicht ganz 1 mm dicken Knochenschliff war die Markhöhle von beiden Seiten durch dieses durchscheinende Blättchen geschlossen. Es hat nicht bei allen Thieren dieselbe Elasticität. Bei Rind, Hirsch und Ziege z. B. schleift es sich leichter. Das des Hundes ist außerordentlich fein und konnte ich es beim Schleifen nicht, wohl aber, wenn auch nur schwer, am macerirten Knochen feststellen. Dem Menschen scheint es zu fehlen.

Da dies Knochenblättchen jedenfalls zu Transformationen des Knochens in Beziehung steht, seien es individuelle oder phyletische, möchte ich dasselbe mit »Transformationslamelle« bezeichnen, in Hinblick auf die anderen Lamellen, aus denen sich die Compacta aufbaut.

Der Transformationslamelle der Taube legt sich das feine, reich von Adern durchzogene Häutchen des Luftsackes unmittelbar aber ziemlich locker an. In der Schleifbarkeit steht die Transformationslamelle zwischen Knorpel und Knochen.

Zur mikroskopischen Untersuchung erwies sich die Hämalaunfärbung als unbrauchbar. Fuchsin wurde gut angenommen, gab aber kein klares Bild. Sehr gute Ergebnisse lieferte das Einbetten der Lamelle in heißen, stark eingedickten Kanadabalsam, nachdem die Blättchen in Benzin abgewaschen waren.

Das mikroskopische Bild erklärt die bisherigen Befunde. Die härteren Transformationslamellen von Rind, Hirsch und Ziege bestehen fast nur aus Knochengewebe mit sehr schön entwickelten Knochenkörperchen und Havers'schen Kanälchen. Bei Columba livia und Mustela erminea, sowie Sus scrofa domestica mischt sich Bindegewebe hinein, das oft elastischen Charakters ist. Dazwischen tritt knorpelähnliches Gewebe auf (Fuchsinfärbung) mit größeren oder kleineren Zellgruppen (Osteoblasten oder Osteoklasten?), besonders bei der Taube und dem Frosch. Das Eichhorn steht hierin den Marderarten nahe, das Känguruh reiht sich auch hier den Wiederkäuern an.

Um auf reinen Zug beanspruchte Knochen zu untersuchen, da Zschokke (4) bei Knochengewebe nur Druckwiderstand zugeben will, fertigte ich Längsschliffe von Sehnenknochen der Vögel (z. B. Meleagris gallopavo) an. Unter dem Mikroskop zeigen sich dieselben aus einer großen Menge verdickter Längsstränge zusammengesetzt, die ziemlich regelmäßig unter Winkeln von 45° Anastomosen aussenden. Das Ganze ist einer enggedrängten Spongiosa nicht unähnlich, doch besteht außer den Längssträngen auch das Zwischen-

gewebe aus echtem Knochen; das Gewebe der Stränge ist aber fester gefügt. Die Knochenkörperchen sind groß und deutlich. Alle sind schlank spindelförmig und mit ihrer Längsachse genau in die Richtung des Sehnenzuges gelagert. Ihre Fortsätze gehen rechtwinklig ab, um sich mit denen der nebenliegenden Reihe so zu verbinden, dass das Bild von Leitersprossen entsteht.

Mithin haben wir hier echtes Knochengewebe unter dem Einfluss reinen Zuges von höchst zweckentsprechendem Bau.

Zu den Knochen, welche mit dem Skelett nicht in genetischem Zusammenhange stehen, gehört ferner der Penisknochen der Pinnipedier und Carnivoren. Da er dieselbe Inanspruchnahme erfährt, wie die Röhrenknochen, d. h. dem Druck und der Biegung passiven Widerstand entgegensetzen muss, gelangte ich zu der Ansicht, dass er eine dementsprechende Struktur, vielleicht eine spongiosaerfüllte Markhöhle aufzuweisen habe.

Ein Längsschnitt bestätigt dies. Der Knochen besitzt ein spitzes umgebogenes Ende, von der Form des Gießkannenknorpels. Das andere Ende ist keulenartig verdickt. In ihm befindet sich eine ziemlich ausgedehnte Markhöhle, die sich stetig verjüngend in den engen Knochenabschnitt fortsetzt. Nur die weite Abtheilung der Markhöhle enthält Spongiosa, die andere ist nur mit rothem, weichem Knochenmark angefüllt. Die Spongiosa besteht aus mehreren starken und zahlreichen sehr zarten Bälkchen, die sich vielfach kreuzen. Erstere sind vornehmlich in der Längsrichtung gelagert. Die Architektur ist jedoch keine so ausdrucksvolle, wie die der Röhrenknochen Dafür können diese auch in der Entwicklungsgeschichte auf große Zeitläufte zurückblicken.

Auf eine außerordentlich zierliche und zweckmäßige Spongiosaarchitektur machte mich Herr Professor Dr. Eimer aufmerksam. Die Knochen der Schädeldecke der Eulen bestehen aus mehreren Lagen sehr dünner Plättchen. Im Stirnbeine sind es in der Medianebene deren vierzehn. Sie sind $^1/_2$—1 mm von einander entfernt und durch lothrechte Bälkchen mit einander verbunden. Man hat den Eindruck vieler Stockwerke mit Säulengängen. Die Höhlen des Schädels sind auf diese Weise gleichsam mit Spongiosa erfüllt, da die zwischen der innersten und der äußersten Knochenplatte liegenden Blätter von kleinen Löchern durchbrochen sind.

Der Zweck dieser Einrichtung dürfte ein doppelter sein. Der Knochen wird vermöge dieser Architektur widerstandsfähiger gegen

Stoß, der sich nicht direkt auf die inneren Organe, namentlich Hirn und Auge, fortpflanzen kann. Dieser Spongiosabau erhöht jedoch nicht nur die Festigkeit der Knochen, sondern macht dieselben auch sehr leicht. Denn die Höhlen sind mit Luft angefüllt, die durch die Nasengänge mit der Außenwelt in Verbindung steht. Daher kommt es, dass der Schädel dieser Raubvögel trotz seines Umfanges und seiner mechanischen Leistungsfähigkeit bei der Nahrungsaufnahme ein so erstaunenswerth geringes Gewicht aufweist.

Rückblick.

Vorliegende Untersuchungen haben vornehmlich Humerus und Femur zum Gegenstand. Dem Studium des Knochenbaues in der Thierreihe müssen physiologische Betrachtungen der Gliedmaßenfunktion vorausgehen. Neben der Belastung auf festem Boden ist die Schwimmbewegung bei Pinnipediern und Cetaceen, die Flugbewegung der Vögel und Chiropteren zu beachten; ferner die Inanspruchnahme der Humeri bei den grabenden Thieren, bei den Menschen, Affen, Faulthieren etc. Von Wichtigkeit ist die Winkelstellung des Knochens zur Körperachse, z. B. bei Mensch, Pferd, Maulwurf und Schnabelthier.

Vergleichend-anatomisch fällt in erster Linie die verschiedene Feinheit und verschiedene Dichte der Spongiosaelemente auf. Danach lassen sich sechs Thiergruppen aufstellen, die auch für die übrigen Einzelheiten des Spongiosabaues dieselben bleiben. Im Allgemeinen ist der Spongiosabau relativ um so gröber, je kleiner das betreffende Thier ist. Mit dem Alter nehmen Feinheit und Dichte gleichfalls ab. Zartheit und Zahl der Bälkchen stehen stets in demselben Verhältnis zu einander. Dem Satze Roux's, dass lebendige Kraft enge, ruhende Druckspannung weite Maschen verlange, widersprechen mannigfache Beispiele aus der Thierreihe.

Auch die Ausdehnung der Markhöhle ist sehr verschieden in den sechs Thiergruppen, dessgl. die Abgrenzungsweise der Spongiosa gegen dieselbe. Als Reste dieser Grenzformen finden sich in der Markhöhle oft Querplatten oder -balken aus Spongiosa. Zuweilen enthält sie ein sehr feines Gewebe, die »Spinnwebenspongiosa«. Diese findet man nur im weichen Knochenmark, namentlich die dieses durchziehenden Blutgefäße tragend.

Die Architektur richtet sich immer nach der Funktion. Wird der kranförmige Knochen wie ein Kran beansprucht (Be-

lastung auf festem Boden), so weist er auch die Trajektorien des Culmann'schen Kranes auf (vgl. die Fig. *a* und *b* mit einander). Unter den Druckkurven stehen die »Hauptdrucktrajektorien« an Wichtigkeit voran. Sie verbinden die Druckaufnahmeplatte mit der Corticalis. Die Zugkurven sind je nach der Form des Knochens und seines Gelenkhalses veränderlich. Bei Hund, Dachs und Höhlenbär besteht ein System höchst vollkommener »Versteifungselemente« in der Diaphyse, abgesehen von den Leistenvorsprüngen. Außer der eigentlichen Markhöhle kommen noch »Nebenmarkhöhlen« im Collum, Trochanter und Tuberculum vor.

Innerhalb derselben Gattung ist die Knochenform und Architektur gemäß der gleichen Inanspruchnahme sehr beständig. Ändert sich dagegen die Inanspruchnahme, wie beim Fliegen, Graben oder Schwimmen, so ändert sich auch der Spongiosabau (Fig. 14 und 15).

Unter die äußeren Formverhältnisse, welche Veränderungen des Spongiosabaues verursachen, fällt die Gestaltung des Collum. Die Größe des Winkels und die Länge des Schenkelhalses lassen sich jedoch nicht, wie Lauenstein meint (11), zur Funktion in Beziehung bringen (s. statist. Tab.).

Auf die Größe des Schenkelhalswinkels und in Folge dessen auf die Architektur der Spongiosa hat das Alter des Individuums einen Einfluss. Auch nimmt mit dem Alter die Bälkchenzahl ab, die Spongiosa lamellosa wandelt sich in Spongiosa trabeculosa um, so dass die Architektur klarer wird.

Die entwicklungsmechanische Auffassung des Knochenbaues beruht auf Wolff's Lehre von der Transformationskraft. Trotzdem tauchen noch hin und wieder die Anschauungen der Drucktheorie auf. So bei den Untersuchungen Dr. Cesare Ghillini's im Arch. f. klin. Chir. Bd. XLVI. Dennoch erklären sich Ghillini's Versuche nur aus dem Transformationsgesetz. Diesem entspricht es ferner, dass die Corticalis um das Ernährungsloch nicht plötzlich stark anwächst (Eichbaum), sondern die beeinträchtigte Festigkeit der Wand nur durch eine übergelagerte Knochenspange wieder hergestellt wird.

Auch das Gelenk ist ein Ausdruck der Funktion. Hier gehen Transformationsgesetz und Vererbung erworbener Eigenschaften Hand in Hand. Der Bau der Gelenktheile ist durch die in ihnen wirkenden Kräfte bestimmt. Das die Spannung vermittelnde Material ist in Ort, Masse und Form genau nach der Stelle, der Größe und dem Wege der wirkenden Kräfte gefügt. Die äußere Form der Gelenkenden, hauptsächlich Richtung und Länge des größten Durch-

messers, richtet sich nach der Bewegungsweise des Gelenkes. Die Gestalt, die Wandstärke und die Architektur der Spongiosa des Gelenkkopfes wie die der Gelenkpfanne sind durch die Kraftwirkung, d. i. die Funktion bedingt. Diese Erfahrung liefert jedes einzelne Gelenk. Ein Vergleich der Thiere unter einander bestätigt dieselbe, indem Veränderungen der Funktion von den entsprechenden Veränderungen des Baues begleitet sind. Es handelt sich hierbei um funktionelle Anpassung. Unterstützend wirkt das Ausschleifen der Gelenkflächen (Tornier), erklärt aber für sich allein nicht die übrige Form, die Wandstärke und die Spongiosa-Architektur.

Ein Bau, der so bis ins Feinste seinem Zwecke entspricht und entsprechen muss, soll er anders diesen erfüllen, kann nicht erst ad hoc durch den Gebrauch entstehen, sondern muss sich in seinen Grundzügen bereits beim Embryo zeigen. Um einen Einblick in sein Entstehen zu erhalten, muss die Ontogenie und schließlich die Phylogenie zu Rathe gezogen werden.

Da sich der Spongiosabau und die Gelenkform in ihrem Grundriss bereits vor Ausbildung arbeitsfähiger Muskelfasern anlegen, sind sie ererbt. Die Phylogenie incl. Paläontologie entwickelt dasselbe Bild der Entstehung der Spongiosa-Architektur, das sich uns in der Individualentwicklung bietet. Die durch die Funktion erworbenen Eigenschaften sind erblich geworden. Wolff, Roux und Tornier bezeichnen desshalb mit Recht die Funktion als das Primäre, die Form als das Sekundäre.

Dem widerspricht A. Weismann. Nach ihm soll die Gelenkform die Vorbedingung der Funktion sein. Aber die beschriebenen, verborgenen Feinheiten des Knochenbaues, welche die funktionelle Inanspruchnahme, die mathematisch genau berechenbare Kraft durch Transformation gebildet hat und noch täglich neu bildet, sind erblich gewordene, erworbene Eigenschaften, die sich nicht durch Selektionsprocesse erklären lassen.

Wenn wir die Transformationskraft vor unseren Augen die Gelenke in ihrem gesammten Bau einer fremden Funktion bis zur höchsten Vollkommenheit anpassen sehen (Wolff u. A.), mit welchem Rechte soll sie dann bei den Vererbungsvorgängen ausgeschaltet werden? Stets entspricht die Spongiosa-Architektur der Funktion, nicht immer richtet sich die Funktion nach der Architektur. Die Funktion beherrscht die letztere, nicht umgekehrt. Wolff erklärt vermöge seines Transformationsgesetzes, dass durch die Funktion die

Architektur in den Knochen »hineingerechnet« sei. Nach A. Weismann wäre jedoch die Funktion in den Knochen hineingerechnet. Da müsste ja z. B. nach einem schief geheilten Knochenbruch eine Funktion in den meisten Fällen überhaupt unmöglich sein, weil die durch »Selektion« herangebildete Architektur zerstört ist, in welche die Funktion hineingerechnet war.

Weit vollkommener muss nach unserer Auffassung die Welt erscheinen. Die Funktion bildet durch Transformationen und deren Vererbung eine normale Architektur so frühzeitig aus, dass das Junge bei seiner Geburt für den normalen Gebrauch geeignete Gliedmaßen vorfindet. Kommt es nun mit einer Deformität zur Welt, die ihm vielleicht bei der Geburt zugefügt worden ist, da tritt die Funktion trotzdem in ihre Rechte; denn die Muskeln und Bänder an dem deformen Gliede funktioniren. Die Funktion tritt jetzt ganz selbständig als Baumeisterin auf und bessert den Schaden in gleich einfacher wie zweckmäßiger Weise, wiederum mathematischen Gesetzen gehorchend, aus (J. Wolff 3 und 22).

Vergleichend-anatomische Untersuchungen des Knochenbaues liefern das Ergebnis, dass die Transformationskraft im Dienste der Funktion den Individuen Eigenschaften erwirbt, deren Vererbungsfähigkeit die Stammesgeschichte und der Verlauf der Individualentwicklung der Thiere in gleicher Weise darthun.

Das Material, welches mir für meine Untersuchungen zur Verfügung stand (s. p. 68, 69 u. 93, 94), entstammt theilweise dem hiesigen Schlachthause und wurde dann möglichst frisch in Behandlung genommen. Eben so wurden mir durch Vermittelung des zoologischen Institutes Fledermäuse, Ratten, Wiesel und Maulwürfe frisch zugestellt. Zum andern Theil durfte ich mein Material Skeletten und Spiritusobjekten der zoologischen Sammlung der Universität entnehmen. Die Pferdeknochen gelangten erst in recht fragwürdigem Zustande in meine Hände. Dass ich ein im Stuttgarter zoologischen Garten gefallenes Känguruh untersuchen konnte, verdanke ich dem besonderen Interesse des Herrn Professor Dr. Eimer. Den sehr werthvollen Oberschenkelknochen des diluvianischen Höhlenbären stellte mir Herr Professor Dr. Fraas aus der reichen Sammlung des Kgl. Naturalien-Kabinetts in Stuttgart bereitwilligst zur Verfügung, wofür ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Um die Spongiosaarchitektur deutlich zu machen, folgte ich dem

Beispiele Wolff's und entnahm dem Femur Frontal-, dem Humerus Sagittal-Fournierblätter etwas neben der neutralen Achse. Die Anwendung der Handsäge gestattete mir nur solche von 2—3 mm Dicke, die ich dann auf der Breitseite eines guten Schleifsteines auf ca. 0,5—0,3 mm verdünnte. Die durch das Spalten erhaltenen Knochenhälften, sowie die Fournierblätter wurden durch einen recht kräftigen Wasserstrahl vom Mark nach Möglichkeit gereinigt, um nach zwei- bis dreiwöchentlicher Maceration nochmals demselben Verfahren unterworfen zu werden. Dann kamen sie auf drei Tage in 96%igen Alkohol, um 1 bis 2 Wochen lang (die der Wiederkäuer 3 bis 4 Wochen) in Benzin entfettet zu werden.

Besondere Schwierigkeiten bereiteten die alten Skeletten und Spiritusobjekten entnommenen Präparate. Im Allgemeinen war aber die Mühe der Herstellung von der Knochengröße abhängig (Pferd — Spitzmaus), der Markkonsistenz (Hund — Hirsch), dem Alter und endlich der Maschenweite der Spongiosa. Bei der außerordentlichen Feinheit der Bälkchen und der Brüchigkeit der Kreidemasse des Höhlenbärenknochens war es unmöglich, trotz Imprägnirens mit Leimsubstanz einen dünnen Schnitt herzustellen.

Zu Abbildungen verwandte ich nur Präparate, welche die unterschiedlichen Werke noch nicht, oder doch nur unvollkommen gebracht haben. Dieselben sind auf photographischem Wege hergestellt, sämmtlich in natürlicher Größe. Fig. 15 ist eine Mikrophotographie, hergestellt mit Zeiss Ocular 2, Objektiv a^2. Die schematischen Fig. *b*—*f* habe ich den natürlichen Verhältnissen möglichst entsprechend gezeichnet. Fig. *a* ist eine Wiedergabe der Kranzeichnung Culmann's (bei Wolff, 3).

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Institut der Universität Tübingen im Studienjahre 1897/98 angefertigt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, dem Vorstande des Institutes, Herrn Prof. Dr. Eimer für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse, sowie die gütige Überlassung des theilweise recht werthvollen Materials meinen innigsten Dank auszusprechen.

Herrn Dr. Fickert, I. Assistent am zoologischen Institut, desgleichen Herrn Privatdocent Dr. Hesse und Fräulein Dr. Gräfin Maria von Linden, II. Assistent am zoologischen Institut, bin ich für freundliche Rathschläge Dank schuldig.

Herrn Professor Dr. Jul. Wolff in Berlin, dessen Vorlesungen zuerst mein Interesse für die Knochenarchitektur weckten, fühle ich

mich nicht minder verpflichtet für die in liebenswürdigster Weise mir zur Verfügung gestellte Litteratur.

Tübingen, im April 1898.

Litteraturverzeichnis.

1. Herm. v. Meyer, »Die Architektur der Spongiosa«. Reichert und du Bois-Reymond's Archiv. 1867.
2. Culmann, »Die graphische Statik«. Zürich 1866.
3. J. Wolff. »Das Gesetz der Transformation der Knochen«. Berlin 1892.
4. E. Zschokke, »Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenskeletts«. Zürich 1892.
5. Rauber, »Lehrbuch der Anatomie des Menschen«. Bd. I.
6. Friedr. Eichbaum. »Beiträge zur Statik und Mechanik des Pferdeskeletts«. 1890.
7. B. Solger, »Zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung des Skeletts der Säugethiere«. Naturf. Ges. zu Halle. XX. 1894.
8. W. Roux, »Über die Dicke der statischen Elementartheile und die Maschenweite der Substantia spongiosa der Knochen«. Zeitschr. f. orthopäd. Chir. IV. 1896.
9. —— »Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo«. Zeitschr. f. Biolog. N. F. III. XXI. 1885.
10. Humphry, »On the angle of the thigh bone with the shaft at various ages and under various circumstances«. The Lancet. November 1888.
11. C. Lauenstein, »Bemerkungen zu dem Neigungswinkel des Schenkelhalses«. Arch. f. klin. Chirurg. XL. 1890.
12. G. Tornier, »Das Entstehen der Gelenkformen«. Anat. Anzeiger 1894.
13. Chr. Aeby, »Die normale Umformung des Schulter- und Hüftgelenkes beim Menschen und bei Säugethieren«. Deutsche Zeitschr. f. Chirurgie. Bd. VI.
14. A. Bernays, »Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen«. Morph. Jahrb. IV. 1878.
15. Schwalbe, »Über die Ernährungskanäle der Knochen und das Knochenwachsthum«. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. XI. 1876.
16. W. Roux, »Der Kampf der Theile im Organismus«. Biolog. Centralbl. I. Nr. 8.
17. G. Cuvier, »Recherches sur les ossemens fossiles«. 1810.
18. Steinmann u. Döderlein, »Elemente der Paläontologie«.
19. Karl A. Zittel, »Paläozoologie«.
20. W. Roux, »Struktur eines hoch differenzirten bindegewebigen Organs (der Schwanzflosse des Delphin)«. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883.
21. —— »Wolff's Transformationsgesetz«. Berl. klin. Wochenschr. XXX. 1893. Heft 21—23.
22. J. Wolff, »Die Lehre von der funktionellen Pathogenese der Deformitäten«. Arch. f. klin. Chirurg. LIII. 1896.

23. Aug. Weismann, »Neue Gedanken zur Vererbungsfrage«. Jena 1895.
24. L. Döderlein, »Phylogenetische Betrachtungen«. Biolog. Centralbl. VII. 1887.
25. H. Welcker, »Die Füße der Chinesinnen«. Arch. f. Anthropologie. Bd. V. 1872.
26. Morache, »Note sur la déformation du pied chez les femmes chinoises« Recueil de Mémoire de méd. Tome XI. Paris 1864.
27. H. Ploss, »Das Weib in der Natur und Völkerkunde«. Leipzig 1897.
28. E. Braatz, »Über die falsche, gewöhnliche Schuhform und über die richtige Form der Fußbekleidung«.
29. Stieda, »Ein Vergleich der Brust- und Beckengliedmaßen«. Anat. Anz. X. 1895.
30. Helferich, »Das Transformationsgesetz«. Deutsche Zeitschr. f. Chirurg. Bd. XXXVI. 1893.
31. The Lancet. 1893. Vol. II. »The Law of the Transformation of Bones«.
32. W. Preyer, »Wolff's Transformationsgesetz«. Virchow's Arch. f. klin. Med. Bd. CXXX. N. F. XII. Bd. X. Heft 3.
33. F. Tausch, »Über Belastungsdeformitäten und ihre Behandlung«. Münchn. med. Wochenschr. 1893. XL. Nr. 5.
34. The British Medical Journal. Vol. I for 1893. »The Law of the Transformation of Bones«.
35. Eulenburg, Deutsche med. Wochenschr. XIX. 1893. Nr. 47.
36. Graser, Deutsche med. Wochenschr. XIX. 1893. Nr. 47.
37. Dr. Cesare Ghillini, »Experimentelle Untersuchungen über die mechanische Reizung des Epiphysenknorpels«. Arch. f. klin. Chirurg. Bd. XLVI.
38. A. Lorenz, »Die Entstehung der Knochendeformitäten«. Wiener klin. Wochenschr. 1893. Nr. 9, 11 und 12.
39. Jul. Wolff, »Bemerkungen zu A. Lorenz' Vortrag«. eod. l. Nr. 22.
40. J. Riedinger, »Anbildung und Schwund oder Erhaltung der Substanz und der Funktion«. Centralbl. f. Chirurg. 1897. Nr. 10.
41. J. A. Korteweg, »Die Ursachen der orthopädischen Knochenmissbildung«. Zeitschr. f. orthopäd. Chirurg. II. 1893.
42. Gegenbaur, »Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere«. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
43. B. Solger, »Zur Kenntnis der Röhrenknochen«. Zool. Anz. XVII. 1894.
44. Gerken, »Noch einige Worte über den Gelenkzusammenhalt«. Anat. Anz. 1897.
45. P. Lesshaft, »Die Bedeutung des Luftdruckes für das Gelenk«. eod. l.
46. Zuckerkandl, »Notiz über den Mechanismus des Handgelenks«. eod. l.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Fig. 1. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur des Rindes.
Fig. 2. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur eines alten Hirsches.
Fig. 3. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur eines jungen Hirsches.
Fig. 4. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur des Schafes.

Fig. 5. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus des Hundes.
Fig. 6. Linkes Femur des Höhlenbären, aufgesägt (Diaphyse).
Fig. 7. Femur des Känguruh, aufgesägt.
Fig. 8. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus von Lutra vulgaris.
Fig. 9. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus von Mus decumanus.
Fig. 10. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus von Mustela martes.
Fig. 11. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus von Sus scrofa dom.

Tafel V.

Fig. 12. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus des Rindes.
Fig. 13. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur einer 72jährigen Frau.
Fig. 14. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus von Delphinapterus albicans.
Fig. 15. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus von Vesperugo pipistrellus. Microphotogr. Zeiss 16/1.
Fig. 16. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur von Testudo.
Fig. 17. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur von Sus scrofa dom.
Fig. 18. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur eines menschlichen Fötus von sieben Monaten.
Fig. 19. Sagittales Längsfournierblatt aus dem Humerus einer Ziege (Deformität).
Fig. 20. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur eines Rinderfötus von 20 Wochen.
Fig. 21. Frontales Längsfournierblatt aus dem Femur eines Pferdefötus von 36 Wochen.

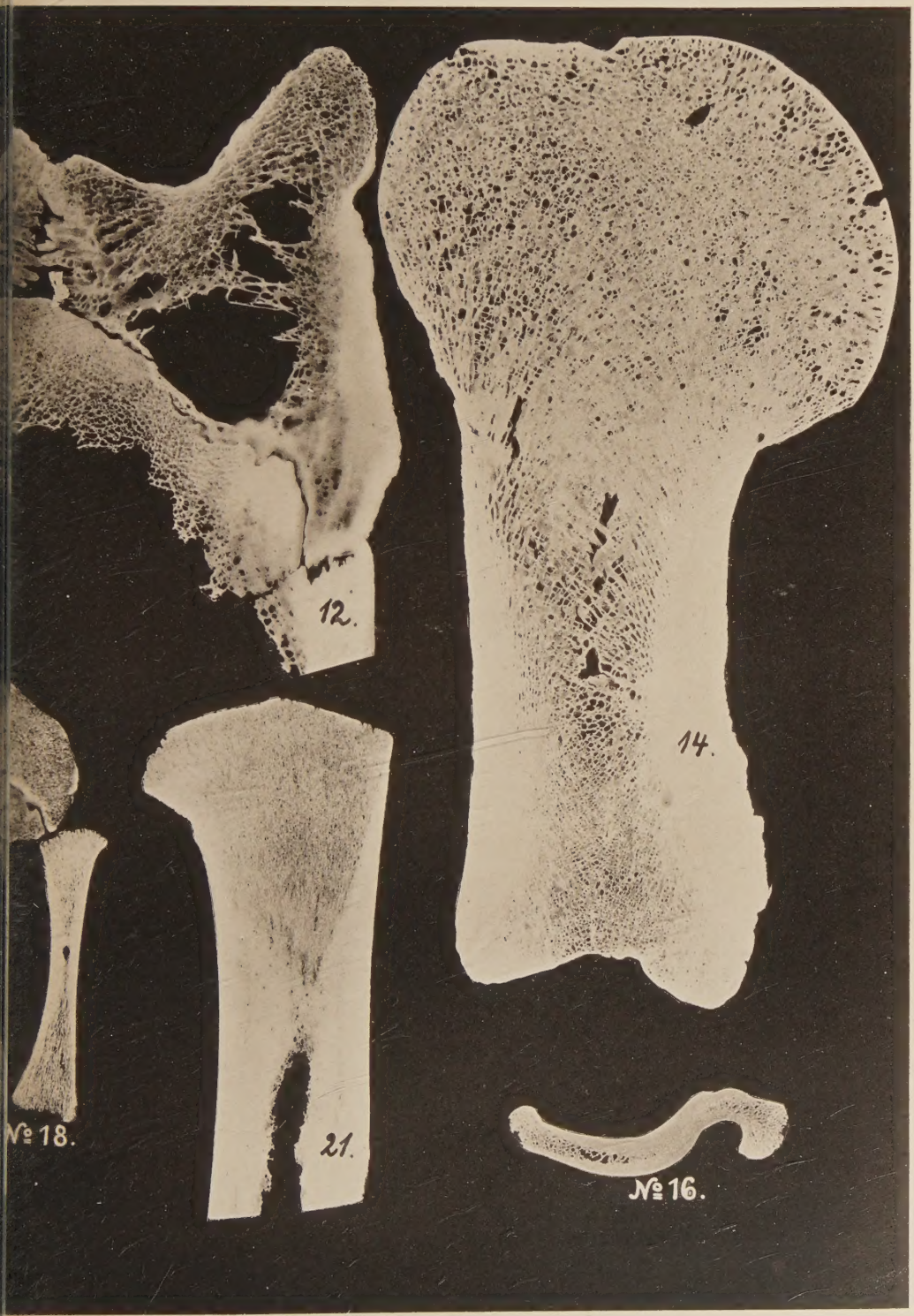
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Rud. Schmidt phot.

gelmann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Rud. Schmidt phot.



elmann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.